

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
ECOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

THÈSE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES

Discipline : ÉCOPHYSIOLOGIE
École Doctorale : BIOLOGIE DES SYSTÈMES INTÉGRÉS – AGRONOMIE – ENVIRONNEMENT (ED 167)
Formation Doctorale : DÉVELOPPEMENT ET ADAPTATION DES PLANTES

**RÔLE ET GESTION DES RÉSERVES CARBONÉES FACE À LA VARIABILITÉ DU CLIMAT
CHEZ UNE MONOCOTYLÉDONE ARBORESCENTE, LE COCOTIER
(*COCOS NUCIFERA* L.) : ANALYSE ET BILAN.**

Par

Isabelle MIALET - SERRA

Soutenue publiquement le 12 décembre 2005 devant le jury composé de MM. :

David John Connor	Professeur émérite Université d'Agriculture, Melbourne	Rapporteur
Bernard Saugier	Professeur émérite Université Paris XI, Orsay	Rapporteur
André Lacointe	Chargé de recherche INRA, Clermont-Ferrand	Examineur
André Rouzière	Chercheur CIRAD, Montpellier	Examineur
Jacques Wery	Professeur ENSA, Montpellier	Président du jury
Pierre Siband	Chercheur CIRAD, Montpellier	Directeur de Thèse

Remerciements

Quatre années viennent de s'achever. Quatre années riches en rencontres, quatre années qui m'ont encore beaucoup appris tant sur le plan scientifique que sur le plan humain. Une étape importante est franchie. Un challenge atteint qui apporte à cet exercice, réalisé sur le « tard », une saveur toute particulière !

Ce long exercice n'aurait pas pu se faire sans l'appui, le soutien, la confiance et l'expérience d'un grand nombre de personnes qui ont joué, chacune à leur niveau, un rôle important et, parfois, déterminant sur le cours de ce travail. Je tiens à les en remercier vivement !

Mes sincères remerciements vont, tout d'abord, à MM. Connor et Saugier pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse ainsi qu'à MM. Lacointe, Rouzière et Wéry pour s'être penchés sur ce travail, lui apportant un éclairage nouveau et parfois inattendu.

Le montage scientifique et budgétaire de ce projet n'a pu se faire sans la confiance et le soutien de deux départements du CIRAD, les départements « Cultures Pérennes » et « AMIS », à travers MM. Maraux, Rouzière et Dingkuhn qui ont su défendre ce projet, et du Service Formation du CIRAD, à travers Mme Mourzelas, apportant un soutien financier non négligeable me permettant de me rendre au Vanuatu plusieurs fois entre octobre 2001 et mars 2003. Un grand MERCI !

Je tiens à remercier, tout particulièrement, mes deux directeurs de thèse, Pierre Siband et Michael Dingkuhn qui ont toujours répondu présents, m'apportant leurs grandes expériences, leurs enthousiasmes devant un sujet si complexe, mais aussi, m'aidant, avec beaucoup de générosité, à surmonter une analyse de données ardue et une rédaction parfois hésitante ! Encore MERCI !

Au Vanuatu, ce travail n'aurait pas pu se faire sans

- ❖ *L'accueil du Centre Agronomique de Recherche et de Formation du Vanuatu (CARFV) qui m'a accueillie à quatre reprises. Je tiens à remercier tout particulièrement M. Samuel, « Acting Chief Executive » du CARFV ainsi que son staff pour leur accueil chaleureux et leur gentillesse ;*
- ❖ *Olivier Rounsard, chercheur au CIRAD, en poste au Vanuatu, qui travaille maintenant depuis plusieurs années sur cocotier. Olivier, Je tiens à te remercier très chaleureusement pour toute l'aide que tu m'as apporté sur place, mettant tout en œuvre, malgré un emploi du temps très chargé, pour que je puisse travailler dans de bonnes conditions, assurant le relais entre chacune de mes missions, me conseillant, mettant à ma disposition tes données afin de compléter utilement les miennes. ... Enfin, tu as pris le temps de corriger mon manuscrit avec beaucoup de sérieux et de rigueur, tu m'as « secourue » utilement et sans gant lorsque cela était nécessaire pour que mon manuscrit devienne plus percutant et qu'il gagne en clarté ! Olivier, je tiens à te remercier très sincèrement pour tout le temps inestimable que tu as consacré à ce travail !*
- ❖ *Jean-Pierre Labouisse, chercheur au CIRAD, alors en poste au Vanuatu, qui est resté toujours à mon écoute lors de mes passages au CARFV, me conseillant et m'aidant, dès qu'il le pouvait, à*

résoudre les petits tracas quotidiens de logistique et de budget. MERCI, Jean-Pierre !

Enfin,

- ❖ mon équipe, formée sur place ; tout d'abord, mon chef d'équipe, Christian Noël, chef coutumier de son état, respecté et écouté de tous qui a fait un travail formidable pendant une grande partie de ce projet avec un sérieux et un professionnalisme exemplaire ; Gilberte, Lamorna, Lency, Jerry, Roger, Pedro, Marius, Sam, Jean-Michel, Denis, Antoine et Thomas qui ont fait partis à tour de rôle de cette équipe, jouant des rôles complémentaires et qui m'ont permis d'avancer pas à pas. Un grand MERCI à tous, sans eux et leur grand travail sur place, je n'y serai pas arrivée !

Sur Montpellier

- ❖ Une mention spéciale à Anne Clément et Nicole Sonderegger, qui ont réalisé sur Montpellier toutes les analyses en laboratoire des échantillons entre juin 2002 et juin 2004. Plus de 2500 échantillons sont passés entre leurs mains expertes. Malgré la tâche qui était immense et des délais serrés, ce challenge a été atteint avec beaucoup de sérieux, de professionnalisme et j'espère, a permis de nouer des relations d'amitiés et de respect qui dépassent le simple cadre professionnel. Anne et Nicole, je vous remercie très sincèrement pour tout le travail réalisé !
- ❖ Merci à Christophe Jourdan, spécialiste des systèmes racinaires des Arecaceae, notamment, qui est resté disponible, m'a conseillé et m'a fait découvrir, à travers prélèvements, mesures et calculs, ce pan du travail ;
- ❖ Merci à Albert Flori, bio-statisticien, qui a fait une grande partie des analyses statistiques sur SAS avec beaucoup de disponibilité et de générosité ;
- ❖ Merci à Gisèle Héral-Llimous et Alain Aventurier pour nous avoir permis d'utiliser leurs broyeurs. Là aussi la tâche était « rude » et peu gratifiante ! (N'est-ce pas Nicole ?...);
- ❖ Merci, enfin, à tous les membres de l'équipe ECOTROP (maintenant UPR « Plasticité phénotypique et performances des cultures »), que je côtoie, pour certains d'entre eux, depuis 1998. Merci à Nathalie pour tous les services rendus et sa grande disponibilité, Michaela, Delphine, Jean-Claude pour son aide et ses conseils ponctuels, Denis, Vincent, Serge pour ses conseils lors de la préparation de ma soutenance, Bertrand et Christian. Merci à tous pour votre soutien et vos encouragements !

Une mention spéciale à mon époux, Stéphane, qui pendant ces quatre dernières années a fait preuve d'une grande sérénité, d'un calme et d'une patience que je lui envie parfois.....et qui n'a jamais douté de l'issue !

A Vincent (8 ans) et Louis (5 ans)
Nos deux fils

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
-----------------------	---

- CHAPITRE 1 - CONTEXTE SCIENTIFIQUE

1.1- CULTURE DU COCOTIER DANS LE MONDE ET USAGES	5
1.2- EXIGENCES AGRO ÉCOLOGIQUES	6
1.3- MORPHOLOGIE, BIOLOGIE ET PRODUCTION DU COCOTIER	7
<i>Le système racinaire</i>	8
<i>Le stipe</i>	9
<i>La couronne foliaire</i>	10
<i>L'inflorescence</i>	13
<i>Le fruit</i>	14
<i>La production</i>	15
1.4- ECHANGES GAZEUX ET COMPORTEMENT DU COCOTIER FACE À UN STRESS HYDRIQUE	16
1.5- GESTION DES RÉSERVES CARBONÉES CHEZ LES PLANTES LIGNEUSES	17
<i>Nature</i>	18
<i>Localisation</i>	19
<i>Rôles chez les espèces ligneuses tempérées</i>	20
<i>Stockage chez les Arecaceae</i>	23
1.6- PROBLÉMATIQUE	24

- CHAPITRE 2 - MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1- SITE EXPÉRIMENTAL	27
2.2- MATÉRIEL VÉGÉTAL	28
2.3- CHOIX des ARBRES ABATTUS ou SUIVIS	29
2.4- PROTOCOLES d'ANALYSES BIOCHIMIQUES	33
<i>Conservation et broyage des échantillons</i>	33
<i>Extraction des sucres</i>	33
<i>Dosage des sucres solubles</i>	33
<i>Dosage de l'amidon</i>	33
2.5- MODÈLES d'ANALYSE STATISTIQUE	34
<i>Sur l'expérience 1</i>	34
<i>Sur l'expérience 2</i>	35
2.6- DESCRIPTION DÉTAILLÉE du COMPARTIMENT FRUCTIFÈRE : EXPÉRIENCE EN SUS	35

- CHAPITRE 3 - NATURE, RÉPARTITION ET ÉVOLUTION DES RÉSERVES CARBONÉES

3.1- MATÉRIELS et MÉTHODES	37
3.1.2- Traitements appliqués	37
3.1.2- Échantillonnage en vue du suivi des teneurs en glucides	37
<i>Sur le stipe</i>	38
<i>Sur les feuilles</i>	39
<i>Sur les racines</i>	39
3.1.3- Échantillonnage pour la détermination des biomasses sèches	39
<i>Le stipe</i>	39
<i>Les feuilles</i>	40
<i>Les racines</i>	40
<i>Les régimes</i>	41

3.1.4- Estimation des quantités en glucides à l'échelle de la plante et du peuplement	41
Le stipe	41
Les feuilles	41
Les racines	42
3.2- RESULTATS	42
3.2.1- Distribution des teneurs en glucides au sein de la plante	42
Le stipe	42
Les racines	43
Les feuilles	43
3.2.2- Variabilité temporelle des teneurs en glucides au sein de la plante	45
Variations dans le temps	45
Effet saisonnier	46
3.2.3- Charge en fruits et répartition de la biomasse	47
Répartition	47
Variations dans le temps	49
3.2.4 - Quantités de glucides à l'échelle de la plante et du peuplement	49
Répartition	49
Variations dans le temps	49
Effet saisonnier	50
3.2.5- Effet de l'ablation de racines	50
Distribution des teneurs en glucides	50
Charge en fruits et répartition de la biomasse	53
Quantités de glucides	54
3.3- DISCUSSION	55
Nature des glucides stockés et répartition au sein de la plante	55
Importance quantitative du stock de réserves chez un cocotier	56
Impact de l'ablation de racines	57
Rôle des réserves carbonées chez un cocotier en fonction de leur nature : faits et hypothèses	58

- CHAPITRE 4 - IMPACTS DES MODIFICATIONS DU RAPPORT SOURCES/PUITS AU COURS DU TEMPS

4.1- MATERIELS et METHODES	61
4.1.1- Traitements appliqués	61
4.2.2- Echantillonnage en vue du suivi des teneurs en glucides	62
Sur le stipe	63
Sur les pétioles	63
4.1.3- Suivi de la croissance des compartiments végétatifs et fructifères	63
Le stipe	64
Les feuilles	64
Les régimes	64
4.1.4- Simulation de l'offre brute	64
4.1.5- Estimation de la demande totale	65
Croissance et respiration de croissance	65
Respiration d'entretien	65
4.1.6- Estimation des variations de stock de réserves	66
A l'échelle des compartiments suivis	66
A l'échelle de la plante entière	66
4.2- RESULTATS	67
4.2.1- Croissance des compartiments végétatifs et fructifères	67
Bilan annuel de croissance	67
Bilan saisonnier de croissance	69

4.2.2- Niveaux de réserves – Effets des traitements appliqués & Variabilité saisonnière	71
<i>Variations dans le temps</i>	71
<i>Effets des traitements</i>	72
4.2.3- Phases de mise en réserve et de mobilisation en fonction des traitements appliqués et des besoins de la plante	73
<i>A l'échelle des compartiments de stockage</i>	73
<i>A l'échelle de la plante entière</i>	75
4.3- DISCUSSION	78
<i>Allocation de biomasse dans les compartiments végétatifs</i>	78
<i>Allocation de biomasse dans le compartiment fructifère</i>	79
<i>Mise en réserves et mobilisations – Variabilité saisonnière et Rapports sources/puits modifiés : rôle des réserves chez le cocotier</i>	80

- CHAPITRE 5 - RÈGLES DE GESTION DU CARBONE DANS LA PLANTE

5.1- MATERIELS et METHODES	85
<i>Données utilisées</i>	85
<i>Description du modèle utilisé</i>	86
<i>Mise en œuvre</i>	86
5.2- RESULTATS	87
5.2.1- Les moteurs du processus de stockage	87
<i>A l'échelle de la plante entière</i>	87
<i>Pour le stipe</i>	89
<i>Pour le pétiole</i>	89
5.2.2- Les facteurs d'impacts sur les principales composantes du rendement : le nombre de fleurs femelles fécondées et le taux de chute de noix immatures	90
<i>Le nombre de fleurs femelles fécondées par régime (nombre de nouaison par régime)</i>	90
<i>Le taux de chute de noix immatures</i>	92
5.3- DISCUSSION	92

CONCLUSION GÉNÉRALE

<i>Synthèse des résultats obtenus</i>	95
<i>Nécessité d'élargir la base expérimentale</i>	97
<i>Voies d'adaptation et d'enrichissement des outils d'investigations</i>	97
<i>Développement d'un outil d'intégration des processus identifiés</i>	98
<i>Esquisse de bilan</i>	100

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	101
------------------------------------	------------

ANNEXES

Annexe 1- Dosage des glucides : calculs et précisions
Annexe 2- Description détaillée du compartiment fructifère : expérience en sus
Annexe 3- Estimation des teneurs en glucides le long du stipe pour chacune des zones radiales définies et pour chacun des glucides recherchés
Annexe 4- Simulation de l'offre brute
Annexe 5- Estimation de la demande totale : estimations des demandes en terme de croissance et d'entretien
Annexe 6- Relations entre facteurs climatiques

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La cocoteraie mondiale couvre plus de 10 millions d'hectares, répartis dans plus de 90 pays de la zone intertropicale. Plus de 49 millions de tonnes de noix de coco sont produites de par le monde, la production mondiale d'huile de coco s'élève à 2,2 millions de tonnes ; les Philippines et l'Indonésie en produisent à elles seules plus de la moitié (FAOSTAT, 2005).

La culture du cocotier est essentielle aux populations de la zone intertropicale (comprises entre les 20°N et 20°S), qui en tirent souvent leur principale ressource commerciale (Anonyme, 2001a), sous forme de coprah, qui peut représenter une des bases de leur approvisionnement vivrier, et sous forme d'une multitudes de sous-produits à usage local. Les matières premières tirées de cette culture (noix, coprah, lait, ...) restent très appréciées sur le marché mondial. Elles sont pour une part bien spécifiques et irremplaçables (propriétés physico-chimiques de l'huile de coco). Leur intérêt se renouvelle avec leur diversification vers des dérivés à forte valeur ajoutée, comme le coco râpé et une variété de produits frais qui intéressent les industries agro-alimentaires.

Comme c'est le cas pour la plupart des produits agricoles, les cours mondiaux du coprah enregistrent d'amples fluctuations (Anonyme, 2001a) qui tendent à resserrer les marges des producteurs. Ce contexte économique inconfortable est aggravé par une production très irrégulière d'une saison ou d'une année à l'autre, même dans des conditions optimales de culture. Ces fluctuations « naturelles » restent à expliquer. Enfin, l'apparition en Asie du Sud Est, grande zone de culture du cocotier, d'évènements météorologiques extrêmes, pour l'instant spasmodiques, mais que l'évolution climatique risque de rendre plus fréquents, installe de grandes périodes de sécheresse (lié au phénomène de El Niño), durant lesquelles la production chute de façon drastique. Pour affronter ces difficultés imbriquées, les producteurs doivent rechercher de nouveaux outils pour rationaliser au mieux leurs méthodes de production et pouvoir appuyer leurs prévisions et leurs décisions sur une bonne analyse des processus et des facteurs qui participent à et expliquent, en partie, l'élaboration de la production du cocotier.

Depuis une quinzaine d'années maintenant, la recherche française développe une approche intégrée sur cette plante et s'intéresse à la phase productive de cocotiers cultivés dans des conditions non limitantes en eau. Les processus physiologiques les plus largement traités portent sur les échanges gazeux (à travers la photosynthèse et la régulation stomatique) et la croissance au cours du temps. Ces connaissances alimentent les premiers modèles de recherche décrivant le fonctionnement de cette plante (Anonyme, 2001b).

Parallèlement, les recherches indiennes et cinghalaises s'intéressent aux comportements de différents matériels végétaux, sur un plan physiologique et biochimique. Les conclusions de cette approche permettent une caractérisation des matériels végétaux, vis à vis de leur tolérance à la sécheresse notamment. Elles restent, cependant, très spécifiques des matériels étudiés, représentés localement, et ne sont guère généralisables.

Les irrégularités de production ont été très souvent mises en relation avec les conditions agro climatiques et, en particulier, l'alimentation hydrique, l'eau apparaissant comme un des principaux facteurs limitants le rendement de cette culture. Les résultats de ces travaux ont montré localement

leur intérêt pour poser un diagnostic ou établir une prévision, mais leur extrapolation à de nouvelles situations n'est pas probante, faute de prise en compte des mécanismes en jeu.

Dégager l'importance et les raisons des fluctuations de rendement du cocotier en conditions de culture optimales, puis cerner les processus qui aboutissent à l'impact des variations climatiques, de façon à disposer d'une analyse générique sur laquelle fonder les diagnostics et les pronostics de rendement dans une situation quelconque restent, à ce jour, des questions fondamentales. Ce travail tente d'y apporter des éléments de réponse.

De nombreux auteurs montrent, notamment sur des espèces fruitières tempérées que l'alternance de production peut être étroitement liée aux niveaux en carbohydrates dans la plante, directement assimilés par les feuilles, mais également stockés au fil du temps dans les différents compartiments végétatifs. Ils privilégient ainsi une approche « trophique » pour expliquer des fluctuations de rendement.

La gestion et l'allocation du carbone chez le cocotier restent, à ce jour, peu documentées. Mais surtout le rôle et la gestion d'une source d'énergie que peuvent représenter les réserves carbonées chez cette plante sont quasiment ignorés. Aucun travail majeur n'existe à ce sujet sur cocotiers adultes. Les travaux de Riejne (1948, cité par Van Die (1974)), excluant toute accumulation d'amidon dans le stipe d'un cocotier, semble être la seule référence largement reprise.

En nous inscrivant largement dans la continuité des travaux conduits sur ce sujet pour de nombreuses cultures, essentiellement tempérées, nous tentons, à travers la présente étude, de mieux comprendre l'élaboration de la production en conditions optimales de culture au regard de la gestion des réserves carbonées dans cette plante. Notre hypothèse de travail suppose que, lorsque la plante n'est pas en état de satisfaire sa demande en assimilats carbonés par la seule source que représente la photosynthèse, elle dispose de réserves plus ou moins importantes selon son histoire, qui peuvent constituer un réservoir 'tampon' lui permettant de continuer à répondre, au moins partiellement, à la demande de croissance. Leur importance ne peut s'évaluer que par leur caractérisation, quantitative et qualitative, qu'il faut resituer dans le jeu des compétitions probablement sévères entre organes.

Les grandes questions posées dans le cadre de cette étude sont :

- Quelles sont la nature biochimique des réserves stockées chez un cocotier adulte, leur importance quantitative et leur localisation?
- Comment évoluent-elles, au cours des saisons, en relation avec les croissances végétatives et reproductives?
- En s'appuyant sur les éléments précédents de réponse, quel rôle peut-on leur attribuer dans le fonctionnement du cocotier?

Le cocotier, de par sa morphologie et son anatomie, se caractérise par une organisation simple : une tige unique, des feuilles dont l'âge physiologique est connu et qui sont agencées selon une géométrie bien ordonnée. Cette simplicité représente un avantage certain dans ce type d'étude, notamment dans la mise en place d'échantillonnage détaillé et répété dans le temps. En revanche, les dimensions des cocotiers adultes restreignent l'effectif des plantes susceptibles de participer à cet échantillonnage et impliquent un choix raisonné des individus à étudier.

Tableau 1-1 – Production de biomasse sèche chez différents écotypes et Indice de récolte (HI (%), rapport entre la production de coprah et la production totale en biomasse des parties aériennes).

	Plant (kg cocotier ⁻¹ an ⁻¹)							Peuplement (t ha ⁻¹ an ⁻¹)					HI	Références
	Age	STIPE	FEUILLES	FRUITS	COPRAH	TOTAL	TOTAL	STIPE	FEUILLES	FRUITS	COPRAH	TOTAL		
		Biomasse	Biomasse	Nombre	Biomasse (*)	Biomasse		Biomasse	Biomasse	Biomasse	Biomasse	Biomasse		
<i>Rennell</i>	63	7,8	36,0	-	31,3	11,9	75,1	1,7	7,8	6,8	2,6	16,3	15,7	<i>Friend & Corley (1994)</i>
<i>Rennell x MRD</i>	63	8,0	39,1	-	34,3	3,8	81,4	2,0	10,0	8,8	1,0	21,0	14,8	<i>Friend & Corley (1994)</i>
<i>WCT</i>	18-22	3,0	32,2	87	48,1	16,6	83,3	0,4	4,6	6,8	2,4	11,8	19,0	<i>Kasturi Bai et al. (1996)</i>
<i>WCT x COD</i>	18-22	2,4	24,8	130	67,7	23,0	94,9	0,4	3,9	10,8	3,7	15,1	23,0	<i>Kasturi Bai et al. (1996)</i>
<i>WCT x WCT</i>	18-22	2,2	32,1	71	43,9	13,3	78,9	0,4	5,1	7,0	2,1	12,5	16,0	<i>Kasturi Bai et al. (1996)</i>
<i>COD x WCT</i>	18-22	2,1	19,8	63	29,8	11,0	51,7	0,3	3,2	4,7	1,7	8,2	21,0	<i>Kasturi Bai et al. (1996)</i>
<i>NJM x GOA</i>	11-12	-	-	217	-	49,0	-	-	-	-	6,7	-	-	<i>Ouvrier et Ochs (1978)</i>

(*) bourre + coque + albumen + eau (poids du pédoncule et des épillets ignorés)

WCT: Grand "West Coast"

COD: Nain "Chowghat Orange"

NJM: Nain Jaune de Malaisie

GOA: Grand Ouest Africain

- CHAPITRE 1 -

CONTEXTE SCIENTIFIQUE

1.1- CULTURE DU COCOTIER DANS LE MONDE et USAGES

L'essentiel de la production (96%) est le fait de petites exploitations villageoises (Nucé de Lamothe, 1990), allant de quelques cocotiers autour de la maison familiale à de petites exploitations de quelques hectares destinés à l'autoconsommation et la vente de produits bruts (fruits frais) ou peu transformés (coprah et huile de coco), destinés principalement aux marchés locaux. Les exploitations industrielles, contrairement au palmier à huile, restent très marginales : elles couvrent, en général, plusieurs centaines, voire plusieurs milliers d'hectares d'un seul tenant, et possèdent des unités locales de transformation des principaux produits destinés à l'exportation vers de gros marchés étrangers.

Les cocotiers sont classés dans deux groupes principaux : les *Grands* et les *Nains* (ces derniers ne représentent que 5% de la cocoteraie mondiale) (Taffin, 1993). Au sein de chacun de ces deux groupes, il existe un grand nombre d'écotypes qui diffèrent par leur morphologie (avec une coloration très variée de leurs fruits) et par leur productivité.

Les « *Grands* » ont une croissance en hauteur rapide et un stipe imposant. Ils sont allogames et peu précoces. Le nombre de noix produites peut être moyen avec alors des noix de grosse taille et une teneur élevée en coprah (i.e. le Grand Ouest Africain (GOA), le Grand du Vanuatu (GVT)) ou élevé avec alors des noix de taille moyenne et une teneur faible en coprah (i.e. le Grand Rennell des Salomons) (Taffin, 1993).

Les « *Nains* » se caractérisent par une faible croissance en hauteur et un petit stipe. Ils sont autogames et précoces (Taffin, 1993). Ils produisent un nombre élevé de régimes par an, critère recherché et sélectionné dans l'amélioration de la productivité. Le nombre de noix produites est élevé avec des noix de petite taille et une teneur faible en coprah.

La cocoteraie mondiale se compose majoritairement de *Grands* locaux peu productifs (Bonneau, 1998). Cependant, les résultats obtenus en sélection afin d'augmenter la productivité, montrent clairement que le type de matériel le plus efficace à l'heure actuelle est l'*hybride* (Bourdeix *et al.*, 1990). La quasi-totalité des hybrides vulgarisés actuellement sont de type « *Nain × Grand* ». Plus la proportion de *Nains* augmente dans l'hybride, meilleure est sa précocité et plus son encombrement est réduit, plus des densités de plantation élevées deviennent possibles (Bourdeix *et al.*, 1990).

La productivité d'une cocoteraie diffère sensiblement, selon le matériel végétal planté. Le tableau 1-1 présente quelques exemples des performances en terme de croissances végétatives et reproductives de *Grands* et d'*Hybrides*. En règle générale, les *Grands* produisent plus de matière sèche végétative (feuilles + tige) que les *Hybrides* et les *Nains* (Kasturi Bai *et al.*, 1996). La production de matière sèche reproductrice des *Hybrides* est, en revanche et généralement, supérieure à celle des *Grands*.

Le cocotier est une plante à usages multiples. Ses applications sont innombrables. Le principal produit industriel du cocotier est le coprah, partie solide une fois séchée de l'albumen à partir duquel

L'huile de coco est extraite et dont les résidus servent de tourteaux dans l'alimentation du bétail (Corley, 1983). Cette huile est surtout utilisée dans l'industrie cosmétique et celle des détergents. Elle est également l'un des meilleurs substituts naturels du fioul et permet de faire tourner, pure, mélangée ou estérifiée les moteurs diesel. De multiples autres usages caractérisent le cocotier. Son fruit immature est utilisé pour son eau, boisson rafraîchissante et nutritive. Le lait et la crème de coco sont des ingrédients essentiels de l'alimentation des populations des zones intertropicales. Ils remplacent intégralement le lait de vache et permettent la fabrication de tous sortes de laitages (fromages, yaourts, etc.). La coque du fruit est un charbon actif très efficace utilisé en filtration industrielle. Les fibres de la bourre du fruit sont utilisées pour l'isolation phonique et thermique et pour la confection de cordages et de matelas. L'inflorescence est saignée pour la fabrication de sucre et d'alcool. Le tronc fournit un « bois » d'œuvre d'excellente qualité, notamment pour l'ameublement. Les feuilles servent à la confection de toits, de cloisons et de vanneries. A partir d'extraits de racines, des médicaments et des colorants sont fabriqués. L'unique méristème terminal appelé « cœur de cocotier » peut être consommé cru, en salade.

1.2- EXIGENCES AGRO ÉCOLOGIQUES

Le cocotier est une plante adaptée aux milieux littoraux intertropicaux : température et humidité de l'air constamment élevées, ensoleillement moyen mais régulier.

L'optimum thermique moyen est proche de 27°C. Les limites des moyennes annuelles sont situées entre 20°C et 34°C, correspondant à des altitudes inférieures à 400 m (Taffin, 1993). Ce même auteur indique que, lorsque la moyenne mensuelle des minima est inférieure à 18°C, la croissance et l'émission de nouvelles feuilles sont ralenties, et des avortements de fleurs femelles s'observent. Par an, un cumul de 1800 heures d'ensoleillement, avec au moins 120 heures par mois, représente le minimum requis (Taffin, 1993 ; Bonneau, 1998).

Le cocotier accepte une vaste gamme de pH. Il est, d'autre part, adapté à une variété très large de conditions édaphiques, pourvu que soient assurés l'aération du milieu racinaire (drainage) et un bon accès à l'eau (pluies bien réparties ou accès à la nappe phréatique) (Frémond *et al.*, 1966). Selon Taffin (1993), la pluviosité idéale est d'au moins 150 mm par mois bien répartie sur toute l'année (soit 1800 mm/an). La plupart des zones de culture du cocotier font l'objet de périodes de sécheresse plus ou moins prolongées. Des corrélations négatives s'observent entre déficit hydrique annuel et production. Son effet n'est pas immédiat mais généralement différé d'un an et perdure jusqu'à 2 ans après le retour à la normale du régime des pluies (Bonneau, 1998). Ce même auteur décrit trois grands cas de figures :

- (i) des zones de culture à saison sèche, de périodicité et d'intensité à peu près régulière, avec un déficit hydrique faible à modéré, pour lesquelles le cocotier est peu perturbé. Le rythme des récoltes et le rendement sont peu affectés. Les principales perturbations se traduisent par des creux de production, observés sur de courtes périodes. En Côte d'Ivoire, un déficit en eau du sol de 100 mm, entraînerait une perte de rendement de 500 kg de coprah par ha et par an (Rognon et Delbosc, comm. pers.). Peries (1994-1995) observe une diminution de rendement de moitié dans des conditions de déficit hydrique moyen ;

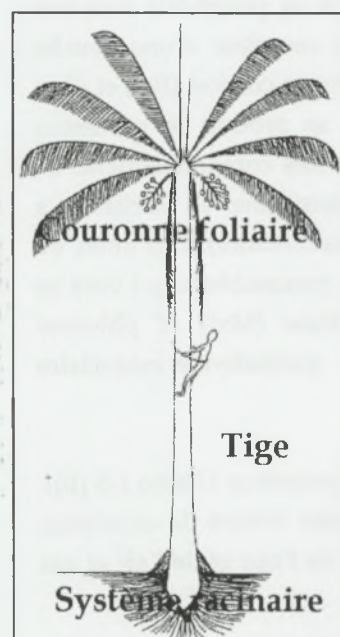
- (ii) des zones de culture à saison sèche de périodicité et d'intensité à peu près régulière avec un déficit hydrique annuel fort, entraînant une interruption des récoltes pendant plusieurs mois par manque de noix à récolter. La culture du cocotier reste alors rentable si une fourniture en eau est possible pendant cette période critique (par irrigation ou par remontées capillaires) ;
- (iii) des zones à saison sèche de périodicité et d'intensité très irrégulières (cas de régions à El Niño imprévisibles mais répétées), pouvant interrompre totalement la production sur plusieurs mois, voire entraîner la mort de cocotiers.

La très grande diversité des situations de culture et des sols et leur relative pauvreté nécessitent que les principaux déséquilibres soient identifiés (intérêt du diagnostic nutritionnel foliaire, lorsque l'agriculture familiale le permet), et demandent, dans certains cas, des corrections par apport des éléments déficitaires. En fonction des types de sols, des apports spécifiques devront être réalisés, i.e. en fer et en manganèse sur sols coralliens ou en fer et cuivre sur sols tourbeux. De ses origines littorales, le cocotier garde un besoin spécifique en chlore (Braconnier, 1988 ; Bonneau, 1998), qu'il faut apporter aux cultures de l'intérieur des terres.

Les principales exportations minérales sont dominées par le potassium, l'azote mais aussi le chlore (Taffin, 1993). Ouvrier et Ochs (1978) ont enregistré des quantités totales d'éléments exportés très importantes sur l'hybride PB121 (Nain Jaune de Malaisie (NJM) × Grand Ouest Africain (GOA)), de 193, 125 et 108 kg ha⁻¹ an⁻¹ respectivement pour le potassium, le chlore et l'azote. Le coprah exporte 74% de l'azote total absorbé, la bourre des fruits 60% du potassium (Ouvrier et Ochs, 1978).

Les réponses à une fertilisation potassique sont les plus fréquentes du jeune stade au stade adulte. Les réponses à une fertilisation azotée s'observent surtout au jeune âge, plus rarement à l'âge adulte. Les apports en azote deviennent alors inutiles avec l'installation d'une couverture végétale composée de légumineuses.

1.3- MORPHOLOGIE, BIOLOGIE et PRODUCTION du COCOTIER



Au sens botanique strict, le cocotier n'est pas un arbre. Il présente une tige unique appelée stipe qui est dépourvu de branches et de croissance secondaire (sans cambium ni assise subéro-phellodermique). Cette monocotylédone arborescente est, en fait, à rapprocher des bambous, des herbes et des roseaux (Ohler, 1984) (Photo 1-1).

Photo 1-1. Représentation schématique d'un cocotier adulte (Source : Hallé & Oldeman (1970)).

Le système racinaire

Le système racinaire d'un cocotier adulte est fasciculé, constitué de quatre ordres de racines, distinctes principalement par leur diamètre (Colas, 1997). Certaines racines peuvent atteindre plus de 30 mètres de long (Davis, 1968a, cité par Ohler, 1984). Jourdan (CIRAD, comm. pers.) a montré que la plus grande densité de racines se trouve en général dans le premier mètre de sol (Photo 1-2).

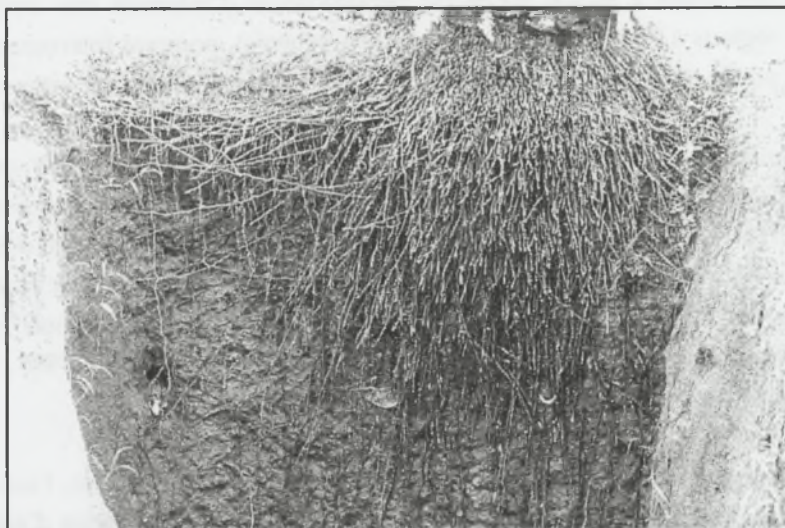


Photo 1-2. Le système racinaire d'un cocotier adulte (Source : C. Jourdan, CIRAD) : Le premier ordre (ou racines primaires) à fort diamètre est émis directement de la base enterrée du stipe ou « souche ». Leur nombre est variable, pouvant aller de 2000 (Reyne (1948) cité par Ohler (1984)) à plus de 11 000 racines primaires émises (Menon et Pendalaï, 1958).

Les quatre ordres de racines ont une anatomie semblable (Croisetu, 2003). Chacune d'entre elles s'organise en trois zones anatomiquement différentes: la coiffe, la zone d'absorption, située au dessous de la coiffe, suivie d'une longue zone lignifiée :

- (i) La coiffe est constituée de cellules mortes protégeant le méristème, qui desquame au fur et à mesure de la croissance de la racine ;
- (ii) La zone d'absorption est différenciée (Photo 1-3 (A)). De sa périphérie vers son centre, elle se compose d'un rhizoderme périphérique constitué d'une couche unique de larges cellules, du cortex (constitué du parenchyme cortical (Pc)) et d'un cylindre central. C'est au niveau du rhizoderme que se produit le processus d'absorption. Les cellules qui le constituent sont remplacées continuellement. Le cylindre central est délimité par le péricycle pouvant se transformer en méristème à l'origine de nouvelles racines (Irs = initiation de racine secondaire). Des amas de cellules en cours de division constituent les faisceaux de procambium qui vont se différencier en xylème (protoxylème (Px) et métaxylème (Mx)) et phloème primaires (Ph). Le centre du cylindre est occupé par un parenchyme médullaire (Pm) ;
- (iii) La zone lignifiée a une anatomie très différente des deux premières (Photo 1-3 (B)). Le rhizoderme a disparu laissant apparaître un hypoderme induré de coloration brunâtre qui devient une véritable barrière à la diffusion de l'eau et de l'air et qui

se lignifie progressivement. Le parenchyme cortical a en partie disparu pour laisser place à de larges lacunes ou aérénchymes, résultat du déchirement des cellules du parenchyme lorsque la racine atteint son diamètre maximal. Au niveau du cylindre central les cellules du parenchyme médullaire voient leur paroi s'épaissir. Les vaisseaux de xylème et de phloème sont plus larges qu'ils ne l'étaient dans la zone d'absorption.

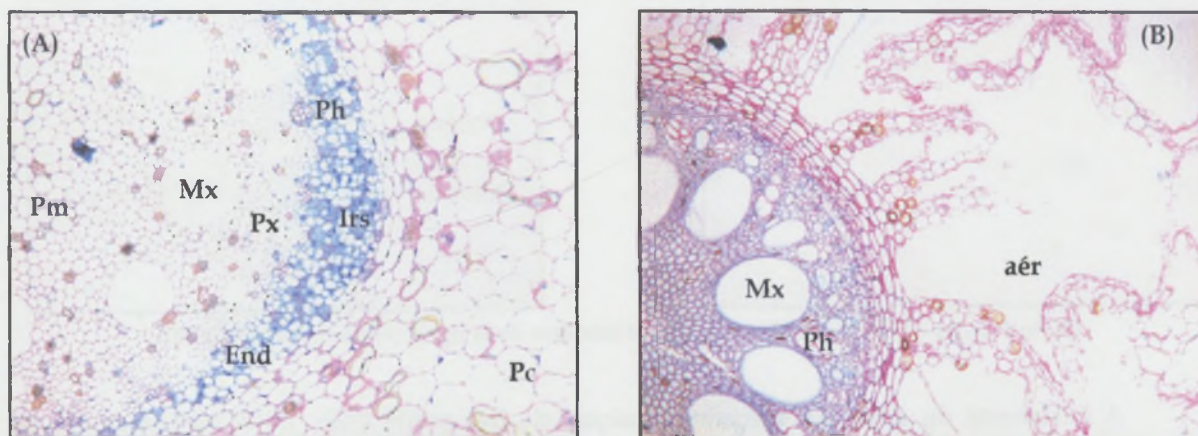


Photo 1-3. (A) Zone d'absorption et (B) Zone lignifiée pour une racine d'ordre 2. Pm : parenchyme médullaire, Pc : parenchyme cortical, Mx : métaxylème, Px : protoxylème, Ph : phloème, end : endoderme, Irs : initiation de racine secondaire, aér : aérénchyme (Source : Croisetu (2003))

Le stipe



Le stipe est un axe unique, présentant dans certains cas un renflement à sa base. Il ne présente pas de croissance secondaire (sans cambium et sans assise subérophellodermique). Les feuilles, une fois élaguées, laissent des cicatrices triangulaires sur sa surface. La portion de stipe entre deux cicatrices constitue un entre noeud. La taille de ceux-ci va en diminuant de la base du tronc à son extrémité, indiquant que la croissance en hauteur varie naturellement au cours du temps. Rapide au jeune âge, elle se ralentit par la suite.

Photo 1-4. Stipe d'un cocotier.

Son anatomie est homogène sur toute la hauteur (Croisetu, 2003). Elle se compose principalement de faisceaux libéro-ligneux primaires et d'amas de fibres noyés dans un parenchyme à petites cellules. La densité en fibres et en faisceaux décroît de la périphérie de la tige vers son centre selon un axe radial centripète et ce, quelle que soit la hauteur. Au niveau de « l'écorce » de la tige (zone la plus périphérique), de nombreux amas de fibres sont présents (Photo 1-5 (A)). En revanche au

cœur du stipe, seuls des faisceaux libéro-ligneux, en nombre plus restreint, sont présents (Photo 1-5 (B)). Chaque faisceau est constitué d'un à plusieurs vaisseaux de xylème en face et à côté desquels de nombreuses cellules de phloème de petite taille se multiplient. Chaque faisceau est cerné de cellules à parois épaissies, elles-mêmes entourées par un sclérenchyme à larges parois.

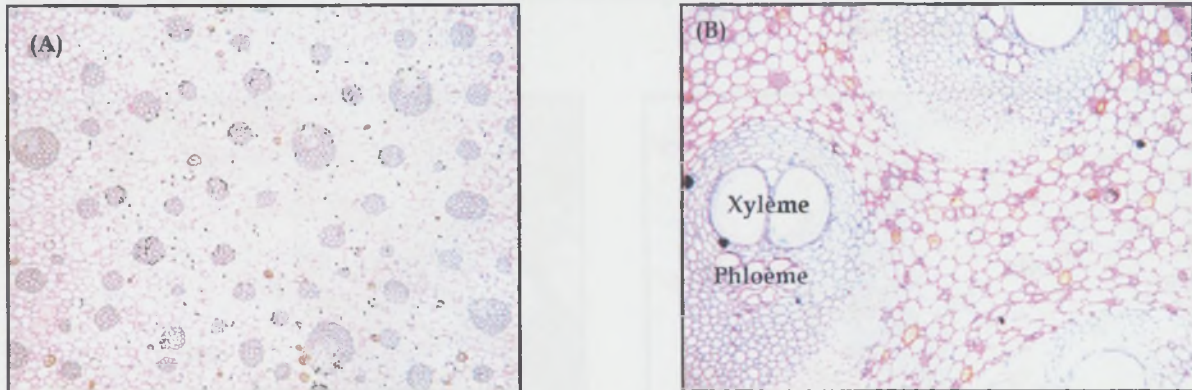


Photo 1-5. (A) « Ecorce » et (B) zone radiale médiane de la tige (Source : Croisetu (2003)).

A l'extrémité du stipe, un méristème unique, de très petite taille, initie régulièrement de nouvelles feuilles et de nouvelles inflorescences. Il est noyé dans une structure appelée « chou » ou « cœur » (Photo 1-6). Cette structure pèse plusieurs kilos et est riche notamment en phosphore et en potassium (Menon *et al.*, 1958).

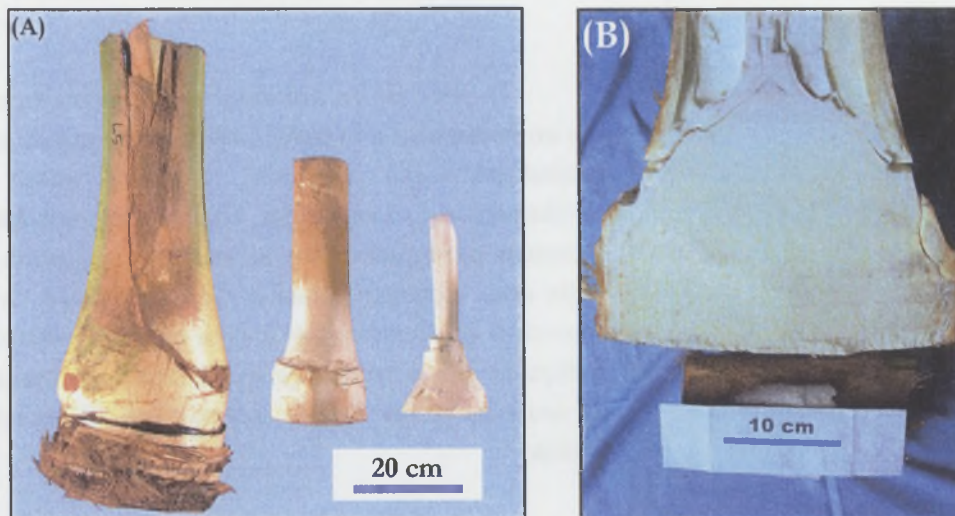


Photo 1-6. (A) Extrémité du stipe (Sources : J.-P. Labouisse & R. Bourdeix, CIRAD, comm. pers.),
(B) Coupe longitudinale (Source : A. Prades, CIRAD)

La couronne foliaire

Une couronne de feuilles, plus ou moins fournie en fonction de la variété et des conditions agro écologiques, protège le méristème. Menon *et al.* (1958) rapporte sur des cocotiers adultes la présence de 30 à 40 feuilles épanouies par couronne. Jusqu'à l'âge de 7 ans le nombre ainsi que la taille des feuilles va graduellement augmenter pour ensuite se stabiliser et diminuer à nouveau avec la sénescence de l'arbre (Ohler, 1984). Sur un cocotier adulte, une feuille a une longueur comprise entre 6 et 7 mètres pour une surface moyenne de 6 à 7 m².



Les feuilles se composent d'un pétiole charnu et rigide, directement inséré sur le stipe. Dans la continuité du pétiole se trouve le rachis sur lequel sont insérés les folioles, organes assimilateurs, dont le nombre moyen est approximativement de 230 folioles pour l'hybride du Vanuatu (Mialet-Serra, 2002) (Photo 1-7).

Photo 1-7. Une feuille et ses différents compartiments.

L'anatomie du pétiole et du rachis est à rapprocher de celle du stipe (Croisetu, 2003). A leur surface, une couche de cutine recouvre un épais épiderme recouvrant lui-même une couche de cellules fibreuses contenant des tanins. Comme dans le stipe, des amas de fibres tapissent les bords du pétiole. Des faisceaux libéro-ligneux, noyés dans un parenchyme à petites cellules sont surtout présents au cœur du pétiole. La structure anatomique d'une foliole est celle « d'une feuille très différenciée » (Croisetu, 2003). Son limbe forme un V avec, en son centre, une nervure centrale indurée (Photo 1-8). Au centre la nervure, un épais anneau de sclérenchyme délimite une zone parenchymateuse dans laquelle baigne une dizaine de faisceaux libéro-ligneux. Chaque faisceau, entouré d'un sclérenchyme épais est constitué d'un large vaisseau de xylème, de deux amas et de petits îlots de phloème. Au point de rattachement entre le limbe et la nervure, un tissu dit « moteur » est constitué de deux rangées de cellules qui, par turgescence, confèrent au limbe une bonne tenue. Le limbe sur ses faces supérieures et inférieures est bordé d'un épiderme, recouvert d'une épaisse cuticule. Sur la face supérieure, sous l'épiderme, on trouve successivement un hypoderme double stockant de l'eau, un alignement d'amas fibreux, un parenchyme palissadique, riche en chloroplastes occupant toute l'épaisseur du limbe dans lequel on retrouve des faisceaux libéro-ligneux. Sur la face inférieure, sous un hypoderme simple, on trouve une rangée de petits faisceaux libéro-ligneux.

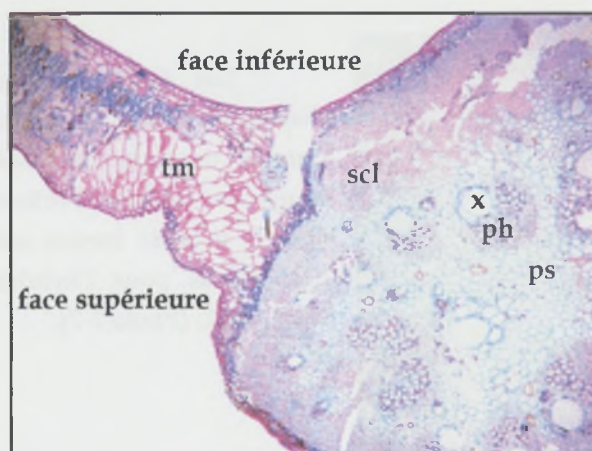


Photo 1-8. Anatomie d'une foliole ; tm : tissu moteur, scl : sclérenchyme, ps : parenchyme de soutien, x : xylème, ph : phloème (source : Croisetu (2003)).

Le rythme d'émission de nouvelles feuilles dépend très fortement de la variété (Ohler, 1984), de l'âge de la plante, de la fertilité du sol, des pratiques culturales et des saisons (Menon *et al.*, 1958). Il peut varier d'une dizaine de feuilles par an pour de jeunes cocotiers à, exceptionnellement, une vingtaine à l'âge adulte (Ohler, 1984). Douze feuilles émises par an représentent une bonne moyenne (Menon *et al.*, 1958 ; Jayasekara *et al.*, 1992).

La durée de vie d'une feuille est de 4 ans (de son initiation à son élagage naturel) pendant laquelle trois phases se succèdent (Jaunet, 1968 ; Ohler, 1984) :

- (i) Une phase de différenciation ou phase juvénile, de 2 ans pendant laquelle la feuille passe du stade d'initium à celui d'ébauche. A la fin de cette phase, seul le nombre de folioles semble être fixé ;
- (ii) Une courte phase d'allongement rapide qui dure 4 mois (entre les rangs -4 à -1 au sein du méristème). Pendant celle-ci, les dimensions de la feuille et des folioles vont être probablement fixées, et, enfin ;
- (iii) Une phase adulte pendant laquelle la feuille a fini sa croissance et acquiert très rapidement son pouvoir assimilateur.

Sur une couronne, l'émergence de la plus jeune feuille (feuille de rang 1) se fait au centre de la couronne dans la continuité du stipe. Dès qu'une nouvelle feuille apparaît la précédente est déjetée légèrement sur le côté passant du rang 1 au rang 2 et ainsi de suite. Les feuilles se positionnent les unes par rapport aux autres (rangs 1 à x), formant ainsi 5 spires dites « apparentes » se déroulant sur la droite ou sur la gauche du stipe (Menon *et al.*, 1958 ; Ohler, 1984) (Photo 1-9). Les 6 à 8 feuilles présentes sur une spire représentent tous les stades de maturité physiologique possibles de cet organe.

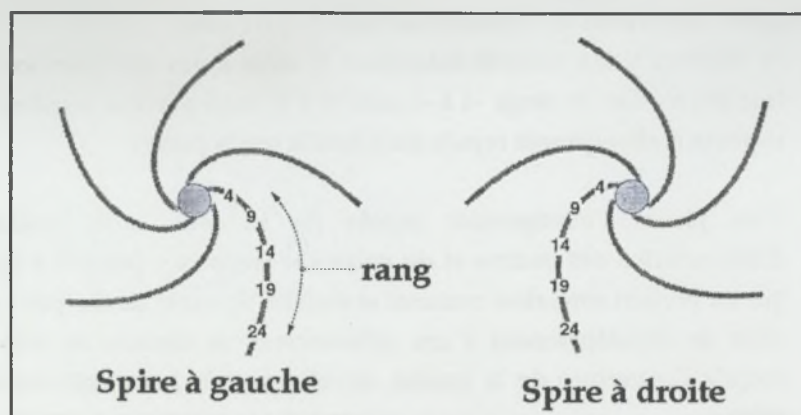


Photo 1-9. Spires apparentes schématisées.

L'inflorescence

L'inflorescence est un spadice composé d'un axe central ou pédoncule dont la longueur peut varier de 75 cm à 2 m (Menon *et al.*, 1958), portant plusieurs épillets sur lesquels à leur base s'insèrent 16 à 20 fleurs femelles (Peiris *et al.*, 1995), surmontées de plusieurs centaines de fleurs mâles (Photo 1-10). Ce nombre peut varier sensiblement entre inflorescences appartenant à un même arbre et entre arbres au même âge (Menon *et al.*, 1958).



Photo 1-10. Une inflorescence (rang 10), portant des fleurs mâles et femelles (à la base des épillets).

L'apparition des premières floraisons, bien que variable dans le temps, se produit en moyenne entre 3 et 7 ans après la germination de la noix (Menon *et al.*, 1958 ; Ohler, 1984 ; Rajagopal *et al.*, 1996). Des jours longs ainsi que des variations même faibles de la durée du jour stimulent les premières floraisons et provoquent une production accrue de primordia floraux (Wickremasuriya, 1968 ; Pilaï *et al.*, 1973).

Chaque inflorescence, qui porte à la fois des fleurs mâles et femelles, va se développer parallèlement à la feuille qui l'axile, au cours d'un long processus de différenciation et de développement qui dure 44 mois (Peiris *et al.*, 1995). Une ébauche florale est visible (au sein du

méristème) 4 mois après l'apparition de l'ébauche de feuilles qui l'axile.

- (i) Sa différenciation sexuelle intervient 20 mois après son initiation et dure 4 mois (sur des feuilles de rangs -4 à -1, soit 20 à 24 mois avant sa récolte), parallèlement à la phase d'allongement rapide de la feuille qui la porte ;
- (ii) Une phase d'allongement rapide de 10 mois suit, pendant laquelle la différenciation des ovaires et du périanthe (sépalés + pétales) s'opère. Les feuilles qui les portent sont alors matures et étalées. Soixante douze pour cent environ du cycle de développement d'une inflorescence se déroule au sein du méristème, jusqu'à l'ouverture de la spathe, enveloppant la jeune inflorescence (Coomans, 1975) ;
- (iii) Une phase visible se déroule ensuite. La croissance en circonférence des noix nouées passe alors par trois étapes (Nambiar *et al.*, 1969) et suit une loi exponentielle: une première étape de faible croissance qui dure trois mois, une étape de croissance accrue du 4^{ème} au 7^{ème} mois, au cours de laquelle l'oléosynthèse se produit (A. Prades, CIRAD, comm. pers.) et une troisième étape où aucune croissance en circonférence ne se produit, du 8^{ème} mois à la maturité du fruit. La croissance pondérale des noix suit une loi sigmoïdale, avec un point d'inflexion au voisinage du rang 15 (point à partir duquel il n'y a plus d'évolution de la croissance en circonférence des noix).

En moyenne, douze mois de maturation se sont alors écoulés.

Le fruit

La noix est une drupe fibreuse. Trois compartiments principaux la constituent (Photo 1-10): un mésocarpe fibreux ou bourre, recouverte d'un épicarpe coloré à maturité, un endocarpe ou coque indurée et enfin l'endosperme ou albumen, dernier compartiment à se différencier (Menon *et al.*, 1958). Ce dernier est d'abord liquide. Six mois après la fécondation, sa texture devient gélatineuse et se solidifie progressivement (Ohler, 1984). Sa composition biochimique évolue alors considérablement. L'albumen solide est plus ou moins épais (entre 1 et 2,5 cm d'épaisseur). L'albumen déshydraté ou coprah a un poids moyen de 200 à 250 g. Le développement de l'albumen semble très sensible à l'alimentation en eau (Coomans, 1975).

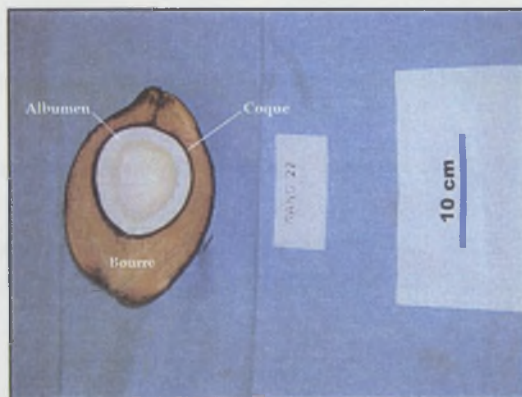


Photo 1-10. Coupe longitudinale d'une noix mature (rang 22) avec ses trois compartiments.

(Source : A. Prades, CIRAD)

La production

La récolte se fait à raison d'un régime mature récolté par mois et par arbre (Peiris *et al.*, 1995). Cependant l'intervalle entre deux récoltes peut considérablement varier d'un pays à l'autre. En moyenne 6 semaines sont admises entre deux récoltes successives sur un même arbre (Coomans, 1975).

La production annuelle d'un cocotier va dépendre du nombre d'inflorescences différenciées, du nombre de fleurs femelles par inflorescence, du nombre de fruits récoltés par régime (dépendant directement du taux de nouaison et du taux de chute de jeunes fruits immatures) et de la taille moyenne des fruits récoltés (Van Die, 1974).

- (iv) Le nombre d'inflorescences produites est égal sauf accident au nombre de feuilles produites par an (Menon *et al.*, 1958) ; il va, donc, dépendre très étroitement du rythme d'émission des feuilles, lui-même influencé par les conditions d'alimentation en eau lors de la phase de développement de la feuille (Coomans, 1975). Parfois, des aisselles de feuilles sont vides suite à un avortement précoce de jeunes inflorescences (Menon *et al.*, 1958). Celles-ci, après dissection, présentent un pédoncule court dépourvu d'épillet laissant penser que leur avortement est intervenu 15 à 16 mois avant l'ouverture de la spathe lors de mois secs (période à laquelle se fait la différenciation de ces mêmes épillets) (Menon *et al.*, 1958) ;
- (v) Lors de la différenciation de la spathe, 29 à 30 mois avant la récolte, insolation et température élevées, déficit hydrique modéré (cumulé sur 4 mois) semblent influencer positivement le nombre de fleurs femelles formées (Coomans, 1975) ;
- (vi) Après l'ouverture de la spathe, la chute de fleurs et de noix encore immatures est très fréquente. Les causes rapportées peuvent être multiples, et parfois, se recoupent. Elles peuvent être d'origine pathogènes, liées à des attaques d'insectes, à une déficience nutritionnelle, être saisonnières (Prasado Rao et Nair, 1988 cité par Peiris *et al.* 1995), liées à des défauts de pollinisation et de fertilisation, à des anomalies structurales de la fleur, à des avortements d'embryons, à l'état physiologique de l'arbre, à la capacité limitée de l'arbre à porter des fruits, etc. (Menon *et al.*, 1958). Cependant, la chute de fleurs est très souvent associée à l'intensité et à la durée de périodes sèches qui précèdent (Menon *et al.*, 1958 ; Rajagopal *et al.*, 1996, Kasturiba Bai *et al.*, 1999). Cette chute peut varier entre 55 et 95 % selon les conditions et le matériel végétal (Menon *et al.*, 1958). Elle intervient au cours des deux mois qui suivent l'ouverture de la spathe (Tammes, 1955 et Patel, 1938 cité par Menon *et al.*, 1958). Coomans (1975) souligne qu'un certain nombre de fleurs femelles pourrait présenter un défaut d'aptitude à la fécondation au moment de la floraison. Par conséquent, le taux de nouaison est, du moins en partie, déterminé avant l'ouverture de la spathe. Selon lui, ces défauts sont consécutifs à un déficit hydrique (cumulé sur 5 mois) et à des températures basses (cumulées sur 4 mois), respectivement 24 et 18 mois avant la récolte, qui jouent sur la différenciation de l'ovaire. La chute de noix immatures intervient à tout moment de la maturation, mais de façon plus importante lors de leur phase de croissance rapide juste avant la différenciation de l'albumen (Menon *et al.*, 1958), ou lors de

déficit hydrique cumulé sur 3 mois (Coomans, 1975). L'origine de cette chute est mal comprise, les variations de l'état trophique de la plante peuvent fournir une hypothèse ;

- (vii) La différenciation de l'albumen commence 4 mois après la nouaison des noix et dure environ 4 mois, pendant lesquels une bonne alimentation en eau et un bon niveau d'insolation sont requis.

L'influence climatique sur les variations de production saisonnière et inter-annuelle a été largement décrite par le passé. Néanmoins, il n'existe pas à notre connaissance de synthèse claire ou de modèle à base biophysique corrélant climat et production.

La production croît régulièrement pendant les 12 à 17 premières années qui suivent l'entrée en production. Elle se stabilise ensuite pendant quelques années pour décroître enfin jusqu'à une phase de sénescence pendant laquelle ne sont produites plus que quelques noix par arbre. Peries (1994-1995) cite l'exemple d'un hybride « Nain local × Grand local » précoce, produisant, 5 ans après sa première floraison, 110 noix, 12 ans après, 200 noix et ensuite, entre 20 et 100 noix par cocotier et par an.

1.4- ÉCHANGES GAZEUX et COMPORTEMENT du COCOTIER face à un STRESS HYDRIQUE

Le cocotier présente une photosynthèse de type C3. L'assimilation maximale d'une feuille de cocotier hybride, âgé de 20 ans, est de l'ordre de $15 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Braconnier ; Jayasekara *et al.*, 1996 ; Deveau, 2003). Elle se situe dans une gamme relativement élevée, comparable à celle de ligneux tempérés (Deveau, 2003) mais bien plus faible que peut l'être celle du palmier à huile ($23,7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; Dufrêne *et al.*, 1990). L'assimilation varie en fonction de la température : elle est réduite de moitié pour des températures de 25°C et de 39°C , maximale entre 31°C et 35°C . La conductance stomatique décroît très rapidement avec l'augmentation du déficit de pression de vapeur de l'air ambiant (VPD), ce qui s'accompagne d'une forte réduction de la photosynthèse. Les teneurs en azote des feuilles entre les rangs 4 et 13 sont élevées puis diminuent à partir du rang 14 (Jayasekara *et al.*, 1996). Couplé à une diminution du rayonnement photosynthétiquement utilisable par un ombrage des feuilles supérieures, cela peut expliquer en partie une diminution, à partir de ce rang, de la photosynthèse.

L'efficacité d'utilisation de l'énergie solaire (e_b) est comprise entre 0,4 et 1,4 g (de MS produite) par MJ de PAR intercepté (Jayasekara *et al.*, 1996). Cette valeur reste comparable à celles d'écosystèmes naturels (compris entre 0,4 et 1,6 g MJ^{-1}) et inférieur à celle du palmier à huile et d'écosystèmes forestiers (Dufrêne & Saugier, 1993).

La conductance stomatique maximale chez un cocotier adulte varie entre 300 et 450 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Braconnier, 1998; Jayasekara *et al.*, 1996 ; Deveau, 2003). Les variations de conductance stomatique en fonction de la température et du VPD suivent les mêmes tendances que l'assimilation carbonée. La respiration foliaire est sensiblement la même quel que soit l'âge des feuilles et varie entre -2 et $-1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Jayasekara *et al.*, 1996).

En fonction de l'âge physiologique des feuilles, un gradient ascendant du potentiel hydrique foliaire s'observe au sein de la couronne foliaire. Aux premières heures du jour, Rajagopal *et al.* (1999) mentionnent que les potentiels hydriques foliaires de la première feuille et de la 20^{ème} feuille sont

respectivement de -0.38 MPa et -0.26 MPa.

Ces paramètres varient naturellement en fonction des saisons notamment lors de saisons sèches et humides (Kasturi Bai *et al.*, 1988 ; Rajagopal *et al.*, 1988 ; Rajagopal *et al.*, 1990,) mais aussi en fonction des variétés étudiées (Rajagopal *et al.*, 1990 ; Juma *et al.*, 1997) et de conditions d'irrigation ou pas. En période de stress, Rajagopal *et al.* (1990) rapporte sur des cocotiers âgés de 18 à 22 ans une réduction de 42% du taux net d'assimilation, de 64% de la conductance stomatique et de 37% du taux de transpiration.

A l'échelle d'une journée, la résistance stomatique du cocotier est maximale à la mi-journée, parallèlement le potentiel hydrique dans les feuilles diminue rapidement (Kasturi Bai *et al.*, 1988). Juma *et al.* (1997) observe le même phénomène avec une forte résistance stomatique jusqu'au soir mais une restauration partielle du potentiel hydrique foliaire. Même si l'humidité dans le sol reste élevée, la fermeture des stomates est principalement le fait d'une augmentation du VPD au cours de la journée (Kasturi Bai *et al.*, 1988 ; Repellin *et al.*, 1991).

Face à un stress hydrique, le comportement d'un cocotier peut tenir à la fois de l'évitement et de la tolérance (Bonneau, 1998), ceci en fonction de la variété considérée. Parallèlement aux mécanismes déjà mentionnés plus haut, une multitude d'adaptations est recensée dans la littérature à travers des mécanismes physiologiques et biochimiques. Une réduction de la surface transpirante avec un ralentissement de l'épanouissement de nouvelles feuilles, une réduction de l'angle d'ouverture des folioles, un dessèchement et une abscission plus rapide des palmes basses s'observent (Pomier *et al.*, 1982 ; Braconnier, 1988 ; Bonneau, 1998). Voleti *et al.*, (1991), Kurup *et al.* (1993), Rajagopal *et al.*, (1999) mentionnent une augmentation significative de l'épaisseur des cires cuticulaires et des variations dans leur composition en fonction des conditions environnementales. Le cocotier contrairement à de nombreuses monocotylédones est hypostomatique (Tomlinson, 1990) sans stomates sur la face supérieure de ses feuilles, permettant de limiter les pertes en eau (Juma *et al.*, 1997b). Chez des variétés tolérantes au stress hydrique, on constate une accumulation accrue dans les feuilles d'acides aminés libres et de sucres solubles, solutés organiques importants dans l'ajustement osmotique (Kasturi Bai *et al.*, 2000). Pendant de sévères stress, le cocotier maintient ainsi un potentiel de turgescence positif et réduit son potentiel osmotique (Braconnier, 1988 ; Kasturi Bai *et al.*, 2000). Bien qu'il ne soit pas considéré comme une plante halophyte, des apports en chlorure lui sont bénéfiques notamment en période de sécheresse intense en agissant sur le mécanisme d'ouverture stomatique, en augmentant la turgescence des cellules de garde des stomates et en intervenant sur le phénomène d'osmorégulation couplé (Braconnier, 1988). D'autres auteurs (Voleti *et al.*, 1978 ; Shivashankar *et al.*, 1991 ; Shivashankar *et al.*, 1999) mentionnent des modifications dans l'activité de certaines enzymes clés.

1.5- GESTION des RÉSERVES CARBONÉES chez les PLANTES LIGNEUSES

De nombreux auteurs ont étudié les variations saisonnières des réserves glucidiques chez plusieurs espèces ligneuses tempérées et ce, sur des arbres jeunes ou matures dans des conditions naturelles durant un cycle de végétation. Bory et Clair-Maczulajtys (1988 ; 1991) soulignent le peu de travaux développés sur cette problématique sur des espèces pérennes tropicales.

Le stockage est une fonction majeure de la plante (Chapin *et al.*, 1990). Les réserves au sens

large se définissent comme des ressources accumulées pouvant être, dans le futur, mobilisées pour assurer la croissance ainsi que d'autres fonctions de la plante (Chapin *et al.*, 1990, Kozlowski, 1992). Les plantes pérennes accumulent des carbohydrates non structuraux pendant des périodes d'excès de production (en photo assimilats) et les utilisent lorsque la demande est très supérieure à l'offre photosynthétique (Chapin *et al.*, 1990 ; Dickson, 1991 ; Kozlowski, 1992).

Les zones ou organes qui accumulent des assimilats sont des puits de stockage; ils peuvent être réversibles (i.e. les feuilles, les tiges et les racines) ou irréversibles (i.e. les fruits) (Ho, 1988). Bory et Clair-Maczulajtys (1991) distinguent parmi les puits de stockage réversibles, ceux qui sont permanents tels que les systèmes racinaires d'espèces pionnières, les rayons médullaires des tiges, les zones de transition (d'arrêt de croissance) entre deux unités de croissance, et ceux qui sont transitoires tels que les cataphylles, les écailles de certains bourgeons, les bourgeons eux-mêmes (Kozlowski, 1992), ou les cônes (Dickmann et Kozlowski, 1969), qui redistribuent très rapidement leurs réserves vers d'autres puits consommateurs (Bory et Clair-Maczulajtys, 1991) ou s'en servent pour leur propre développement.

Nature

Les glucides représentent dans le règne végétal la plus grande partie des substances organiques (Richter, 1993). Les plus importants biologiquement sont les monosaccharides (ex. le glucose et le fructose), produits de la réduction photosynthétique du gaz carbonique. Ces deux glucides sont notamment présents dans les racines des espèces ligneuses à des teneurs plus élevées que le saccharose entre autres (Loescher *et al.*, 1990).

Le saccharose (disaccharide) est un autre produit important de la photosynthèse ; il représente la forme de transport de tous les glucides dans les plantes supérieures et constitue de plus un réservoir biologique important pour le glucose et le fructose (Rees, 1984, cité par Kozlowski, 1992; Richter, 1993). La molécule de saccharose présente des avantages. Par ses propriétés physico-chimiques, elle représente un dérivé analogue au glucose, toutefois moins réactif. Ainsi sous cette forme, le « glucose » reste protégé contre d'éventuelles attaques enzymatiques jusqu'à son site d'utilisation (Richter, 1993). Le saccharose constitue des réserves durables en sucres solubles notamment dans les tiges de *Saccharum officinarum* (jusqu'à 20% du poids frais (Komor, 2000)), dans la chaume de *Sorghum saccharatum* (jusqu'à 12% du poids frais (Heller, 1969)), dans les tubercules de *Beta vulgaris* (15 à 20% du poids frais (Getz, 2000)). Les sucres solubles (monosaccharides + saccharose) représentent les glucides les plus représentés dans les tiges du genre *Pinus* (Saranpää et Höll, 1989).

Pendant la saison froide, des quantités très importantes de raffinose et de stachyose peuvent se retrouver dans les tissus vivants du tronc des genres *Pinus* et *Populus* (Saranpää et Höll, 1989 ; Nguyen *et al.*, 1990 ; Fisher et Höll, 1992; Magel *et al.*, 2000). Le raffinose est identifié comme étant un sucre de réserve prédominant pendant la période de dormance dans les tiges et les racines de plusieurs espèces fruitières (Keller et Loescher, 1989 cité par Loescher *et al.*, 1990).

L'amidon, polysaccharide, est la forme de réserve, au sens strict, la plus rencontrée et la plus importante dans le monde végétal (Glerum, 1980; Kozlowski, 1992). Il représente un polycondensat de molécules de D-glucose, sous forme d'amylopectine, dont la structure moléculaire est composée de chaînes courtes très ramifiées et d'amylose, un polymère de glucose constitué de longues chaînes peu ramifiées (Smith *et al.*, 1995). Il est synthétisé dans les chloroplastes des cellules photosynthétiquement

actives et dans les amyloplastides des tissus dits de réserves. Dans le second cas, il est stocké sous forme de grains d'amidon dont la forme, la taille et la stratification sont parfois spécifiques de l'espèce étudiée (Richter, 1993). Certains auteurs distinguent deux « formes » d'amidon : un amidon dit transitoire ou « d'octobre », mobilisé au printemps lors de la reprise de la végétation et un amidon dit « de réserve » accumulé dans le courant de l'été (Leclerc de Sablon, 1904, Lacointe *et al.*, 1995). Une distinction est, d'autre part faite pendant la période hivernale entre les arbres dits « à amidon » et ceux dits « à lipides » (Kramer & Kozlowski, 1960 ; Ziegler, 1964 ; Glerum, 1980 ; Ho, 1988) : les premiers stockent principalement dans leurs tiges de l'amidon, c'est le cas notamment des espèces à pores diffus (hêtre, noyer, peuplier, pommier, poirier), les seconds principalement des lipides, c'est le cas notamment de la plupart des conifères (Glerum & Balatinecz, 1980).

D'autres polysaccharides représentent des formes de réserves ; il s'agit des *fructosanes* et des *mannanes*. Les *fructosanes* remplacent partiellement l'amidon dans le rôle de substances de réserve chez certaines composées ; parmi eux, l'*inuline* est composée d'une unité de saccharose et de 30 à 40 unités de fructose (Richter, 1993). Les *mannanes* regroupent des polymères qui contiennent dans leur molécule au moins 85% de mannose, auxquels s'ajoutent d'autres monomères d'hexoses comme le D-glucose et le D-galactose (Richter, 1993).

Les *sucres-alcools* sont également des formes de réserves spécifiques à certains groupes de végétaux (Bory & Clair-Maczulajtys, 1991) : parmi eux, on trouve le *sorbitol*, présent chez de nombreuses espèces de *Rosaceae* incluant le genre *Malus*, *Pyrus* et *Prunus* (Priestley, 1981; Tromp, 1983; Oliveira et Priestley, 1988; Kozlowski, 1992), le *mannitol*, commun chez les *Rubiaceae* tel que le genre *Coffea* et des *Oleaceae* tels que le genre *Olea* (Kozlowski, 1992).

Certains polysaccharides comme les *composés pectiques*, les *hémicelluloses* et les *celluloses* sont considérés comme pouvant être potentiellement des substances de réserves chez certains genres (Leclerc de Sablon, 1904 ; Glerum, 1980) tels que *Pinus banksiana* (Glerum et Balatinecz, 1980), *Eucalyptus obliqua* (Kile, 1981).

Localisation

A l'échelle de l'arbre, il existe des zones privilégiées d'accumulation de métabolites (Bory et Clair-Maczulajtys, 1991). Les réserves sont compartimentées ; la nature et le type de compartiments peuvent être des caractéristiques spécifiques, comme le montrent les exemples suivants. Pour les parties aériennes, on trouve les réserves principalement à la base du tronc chez le platane (Haddad *et al.*, 1995), mais aussi aux extrémités des branches chez *Catalpa*, le long du tronc et des branches maîtresses et au niveau des points de cauliflorie de *Cercis siliquastrum* mais aussi dans les zones d'empatement des branches ou des gourmands chez le Merisier (Bory et Clair-Maczulajtys, 1991). Chez *Ailanthus glandulosa*, la distribution des réserves est dite « articulée » : elles se distribuent le long des branches au niveau des arrêts de croissance riches en amidon et en protéines qui correspondent aux arrêts automnaux de croissance des pousses (Kozlowski, 1992). Pour le frêne, le peuplier et le châtaignier, des réserves amylacées s'accumulent sous les bourgeons.

Leclerc de Sablon (1904) montre que les racines de plusieurs genres de fruitiers tempérés (châtaignier, poirier, pêcher) sont des organes de réserves. Cela est également vrai, au jeune âge pour de nombreux arbres forestiers (Glerum, 1980) ; 90% des réserves, en novembre, sont stockés sous forme d'amidon dans le pivot et dans les racines latérales et fines du système racinaire de jeunes

noyers (Lacointe *et al.*, 1993a).

D'un point de vue quantitatif, la répartition des réserves entre parties aérienne et souterraine d'une plante est fonction de l'âge de celle-ci mais également du ratio racine sur tige (Kozlowski et Keller, 1966). Chez de jeunes arbres ou des espèces colonisatrices, les quantités de réserves dans les racines sont comparables voire supérieures à celles des tiges. En revanche pour des arbres plus âgés, bien que les teneurs soient plus élevées dans les racines (Loescher *et al.*, 1990), une fois rapportées aux biomasses totales, les quantités dans celles-ci sont plus faibles (Kozlowski et Keller, 1966).

Les feuilles des espèces à feuillage persistant sont également des zones d'accumulation en glucides très importantes (Bory et Clair-Maczulajtys, 1991 ; Dickson, 1991) ; les aiguilles des gymnospermes sont reconnues comme telles (Glerum, 1980) avec une accumulation accrue juste avant le débourrement des bourgeons (Fry et Phillips, 1977, cité par Frossard et Lacointe, 1988).

A l'échelle des tissus, les réserves se retrouvent au niveau de l'écorce, du phloème (secondaire ou liber) et du bois (ou xylème secondaire ou encore bois de sève), reconnu comme tissu de stockage prédominant du tronc (Leclerc de Sablon, 1904 ; Kozlowski, 1992 ; Magel *et al.*, 2000). Les angiospermes (ou espèces à bois durs) présentent naturellement des quantités plus importantes en amidon dans leur bois que les gymnospermes (ou espèces à bois tendres que représentent les conifères) (Mer, 1891). Les teneurs en glucides sont plus élevées dans les tissus jeunes que dans des tissus plus âgés (Kozlowski et Keller, 1966).

A l'échelle cellulaire, les pools de petites molécules (ou sucres solubles) sont en général stockés dans les vacuoles des cellules (Kozlowski, 1992). En général, l'amidon est stocké principalement dans les cellules vivantes du parenchyme des rayons médullaires verticaux du bois et du liber (Kozlowski et Keller, 1966 ; Glerum, 1980 ; Kozlowski, 1992 ; Magel *et al.*, 2000), dans les cellules du parenchyme axial et dans les cellules de la moelle (Kozlowski, 1992). Il forme des organites caractéristiques, les plastides (Kozlowski, 1992).

Rôles chez les espèces ligneuses tempérées

La dynamique saisonnière des réserves reflète les variations des demandes liées à la croissance végétative et reproductive (Kozlowski & Keller, 1966). Leur accumulation est particulièrement sensible à des stress tardifs au cours de la saison de croissance et aux pratiques culturales. Une réduction de leur accumulation peut grandement influencer le métabolisme et la croissance ultérieure des plantes (Loescher *et al.*, 1990).

La description présentée ci-dessous, détaillant les grandes lignes des variations saisonnières des réserves glucidiques s'applique à de nombreuses espèces ligneuses tempérées

- (i) forestières (pour les pins: Kozlowski & Winget, 1964 ; Dickmann & Kozlowski, 1969 ; Glerum & Balatinecz, 1980 ; Cranswick *et al.*, 1987 ; Saranpää & Höll, 1989 ; Fischer & Höll, 1991 et 1992. ; le frêne : Boscagli, 1982 ; l'eucalyptus : Kile, 1981 ; le chêne: Alaoui-Sossé *et al.*, 1994 ; Cherbuy *et al.*, 2001; Barbaroux & Bréda, 2002; le peuplier: Nelson & Dickson, 1980 ; Nguyen *et al.*, 1990 ; Sauter et Neumann, 1994 ; Sauter et Van Cleve, 1994 ; le saule : Sauter & Wellenkamp, 1998 ; le platane: Haddad *et al.*, 1995 ; le noyer : Lacointe, 1989 ; Lacointe *et al.*, 1993a et b ; Lacointe *et al.*, 1995) et ;

- (ii) fruitières (pour le *pêcher* : Stassen *et al.*, 1981 ; Dejong & Walton, 1989 ; Jordan & Habib, 1996 ; Ali *et al.*, 1999; le *pommier* : Murneek, 1933 ; Murneek, 1942 ; Pavel & Dejong, 1995; l'*oranger* : Cameron & Schroeder, 1945, le *pistachier* : Crane *et al.*, 1976 ; Crane & Al-Shalan, 1977).

Au début du *printemps*, l'intensité de la reprise de végétation dépend exclusivement des stocks réalisés au cours de la période de végétation précédente (Kozlowski & Keller, 1966 ; Glerum, 1980 ; Priestley, 1981 ; Oliveira & Priestley, 1988). La mobilisation des réserves intervient quelques jours à quelques semaines avant le début du débourrement (Oliveira & Priestley, 1988; Loescher *et al.*, 1990). Le niveau des réserves baisse graduellement au cours du printemps pour atteindre un minimum au début de l'été (en juillet), reflétant alors une forte compétition entre puits. Les arbres ont, alors principalement, puisé sur les réserves des racines (Leclerc de Sablon, 1904 ; Priestley, 1981 ; Frossard & Lacoïnte, 1988 ; Loescher *et al.*, 1990) ; la contribution de ce compartiment souterrain, cependant, dépend des espèces, des cultivars, de l'âge de l'arbre (Oliveira et Priestley, 1988). Chez *Pinus resinosa*, les réserves des branches assurent 15% de la croissance, elles sont suivies de celles du tronc puis celles des racines (Kozlowski & Winget, 1964). Tant que l'assimilation photosynthétique reste insuffisante, la croissance repose sur les réserves de l'année précédente (Frossard & Lacoïnte, 1988).

En début d'*automne*, consécutivement à l'arrêt de croissance des tiges (Oliveira & Priestley, 1988 ; Frossard & Lacoïnte, 1988; Sauter & Wellenkamp, 1998) et à la migration des glucides des feuilles avant leur chute, les réserves augmentent à nouveau de façon notable, notamment dans les racines (Cranswick *et al.*, 1987; Loescher *et al.*, 1990), et atteignent alors un maximum, appelé par Priestley (1974) « maximum automnal ». Dans certains cas, ce remplissage peut être interrompu lors de la maturation des fruits (Roper *et al.*, 1988 cité par Loescher *et al.*, 1990). Chez le pistachier, de faibles niveaux en sucres solubles et en amidon s'observent parallèlement au remplissage des « noix » et à l'accumulation de lipides dans celles-ci (Crane & Al-Shalan, 1977). Chez l'*oranger* (Cameron & Schroeder, 1945), l'effet de la fructification sur les niveaux en amidon est visible et reste localisé aux rameaux et aux jeunes branches.

Pendant la *période hivernale* et contrairement aux idées reçues, des variations significatives des stocks d'amidon s'observent (Mer, 1891 ; Kozlowski & Keller, 1966 ; Glerum, 1980), se traduisant par une réorganisation importante des glucides au sein de l'arbre (Bory & Clair-Maczulajtys, 1991). Proportionnellement à la diminution des stocks d'amidon, les quantités en sucres solubles augmentent et ceci exclusivement dans les tiges. Chez le peuplier, consécutivement à l'hydrolyse de l'amidon, on retrouve des teneurs en saccharose, raffinose et stachyose allant de 14 à 27 mg g⁻¹ (de MS) (Sauter et Van Cleve, 1994). Cette rétro-conversion est liée à de faibles températures (Oliveira & Priestley, 1988). Ces fluctuations sont moindres chez les espèces sempervirentes de la zone tempérée que chez les espèces à feuilles caduques (Leclerc de Sablon, 1904 ; Glerum, 1980 ; Kozlowski, 1992). D'autre part les premières accumulent moins de glucides et, ce plus tard dans l'automne (Mer, 1891 ; Chapin *et al.*, 1990 ; Kozlowski, 1992). Les arbres à flushes successifs utilisent à chaque fois des quantités moindres de glucides et présentent plusieurs maxima et minima au cours de l'année (Kozlowski & Keller, 1966).

Lacoïnte *et al.* (1993a et 1993b) soulignent que pour de jeunes noyers, 20 % des réserves formées l'année précédente ne sont pas utilisées pendant l'année en cours et peuvent s'accumuler sur plusieurs années tout en restant mobilisables en cas d'événements exceptionnels (après des sécheresses sévères, des attaques d'insectes, etc.....).

Les glucides stockés jouent, généralement, un rôle important dans le métabolisme, la croissance, le développement de la résistance au froid, la défense et préviennent la mortalité chez les plantes ligneuses (Kozlowski, 1992).

Au printemps et en été, les réserves sont utilisées lors de (i) la mise en place de nouvelles tiges et des feuilles, (ii) la croissance en diamètre (à travers l'activité cambiale) des tiges mais pas des racines (Dickson, 1989), (iii) la mise en place de la floraison (Loescher *et al.*, 1990), (iv) la formation des fruits et des graines (Ziegler, 1964 ; Glerum, 1980 ; Oliveira & Priestley, 1988). Les bourgeons semblent être les puits les plus « attractifs », le cambium bénéficiant du « surplus » (Ziegler, 1964). Il est généralement admis que les structures reproductives lors de leur développement drainent également des quantités considérables d'assimilats comparativement aux structures végétatives (Glerum, 1980). D'autre part chez certaines espèces tempérées à feuilles caduques, la floraison précède le développement végétatif, et est, alors, assurée complètement par les réserves (Loescher *et al.*, 1990, Kozlowski, 1992). En absence de photosynthèse, pendant l'hiver, les réserves glucidiques vont largement couvrir les besoins respiratoires, mais également pendant des périodes de forte croissance, lors de la mise en place de nouveaux tissus. La formation de réserves et la croissance végétative se produisent de façon concomitante (Bory & Clair-Maczulajtys, 1991). L'allocation de carbone vers le stockage semble être peu prioritaire (Dickson, 1989).

Le phénomène d'alternance chez les arbres fruitiers reflète des compétitions entre les puits reproducteurs en croissance et le puits que représente la mise en réserves (Bory & Clair-Maczulajtys, 1991) ; lors de forte production en fruits, les photoassimilats sont principalement utilisées dans la maturation des fruits au détriment de la mise en réserve glucidique, ne permettant pas, dans certains cas, une bonne tenue des fruits l'année qui suit.

En hiver, la conversion d'amidon en sucres solubles dans les parties aériennes et les racines fines (Lacointe *et al.*, 1993a) permet une résistance au froid à travers un ajustement osmotique (Kozlowski, 1992 ; Lacointe *et al.*, 1993a).

Les sucres sont transportés latéralement sous forme exclusive de saccharose, des zones de stockage vers les tubes criblés du phloème (Oliveira & Priestley, 1988 ; Loescher *et al.*, 1990 ; Kozlowski, 1992) par les voies symplastique et apoplastique (Frossard & Lacointe, 1988 ; Lacointe *et al.*, 1995). Le chargement des tubes criblés est thermo-dépendant et actif, se faisant à contre gradient (Loescher *et al.*, 1990 ; Kozlowski, 1992 ; Lacointe *et al.*, 1995). Pendant les périodes de dormance avant le débourrement, certaines cellules du phloème restent fonctionnelles, maintenant un transport (Evert *et al.*, 1972 cité par Loescher *et al.*, 1990). Il est également probable qu'un transport via le xylème apparaisse pendant cette période (Loescher *et al.*, 1990). Le déchargement du phloème et le transfert latéral vers les zones de stockage, bien que pouvant également se faire par la voie symplastique, se fait préférentiellement par la voie apoplastique (Ho, 1988).

La température est un facteur qui influence, *in vivo*, l'hydrolyse de l'amidon (Oliveira et Priestley, 1988). Il semblerait que ces réactions impliquent également et indirectement des hormones endogènes telles que les gibbérellines et les auxines (Loescher *et al.*, 1990). Cependant bien qu'il soit prouvé que ces hormones stimulent le débourrement, rien n'est sûr concernant leur action directe sur l'hydrolyse de l'amidon (Loescher *et al.*, 1990). L' α -amylase, une enzyme souvent stimulée par les gibbérellines, est responsable d'une hydrolyse rapide de l'amidon chez beaucoup d'espèces (Loescher *et al.*, 1990).

Stockage chez les Arecaceae

Dans la littérature, aucun travail majeur sur ce sujet n'existe sur des cocotiers adultes. Les travaux de Riejne (1948, cité par Van Die, 1974) semblent être la seule référence largement reprise. Ils mentionnent l'absence totale d'amidon dans le stipe d'un cocotier.

Chez le palmier à huile, les principaux glucides rencontrés sont principalement des polysaccharides sous forme d'amidon et d'hémicelluloses, des disaccharides sous forme de saccharose et de maltose, des monosaccharides tels que le glucose et, dans une moindre mesure, du fructose (Chollet *et al.*, 1957 ; Scheidecker *et al.*, 1958 ; Henson *et al.*, 1999). Chez un palmier adulte, ce sont les sucres solubles (monosaccharides et saccharose) qui sont majoritaires ; leur teneur dans la zone sous apicale est de 285 mg par g de MS, sa teneur en amidon de 24 mg g⁻¹ (Henson *et al.*, 1999).

Van Die (1974) classe les *Arecaceae* dans trois groupes : (i) les espèces qui ne stockent pas d'amidon dans leur stipe, (ii) ceux qui stockent de petites quantités (i.e. *Arenga* spp.), et (iii) ceux qui stockent des quantités élevées d'amidon (i.e. *Corypha elata* et *Metroxylon* spp. (le sagoutier)). Le sagoutier peut ainsi accumuler jusqu'à 600 kg d'amidon pendant toute la durée de sa croissance végétative (7 à 15 ans), qui vont être mobilisés lors de la floraison de son inflorescence unique et massive (Corley, 1983 ; Wardlaw, 1990). Sur les 600 kg de fruits que produit *Corypha elata*, 70% seraient produits sur son stock d'amidon (Wardlaw, 1990). Le cocotier appartient donc à une famille hétérogène sur le plan des stratégies de stockage mises en place. Chez *Cocos nucifera*, les sucres alloués continuellement aux inflorescences et régimes régulièrement produits semblent provenir en très grande partie de la photosynthèse (Van Die, 1974 ; Wardlaw, 1990).

Chez le palmier à huile, la concentration en amidon présent dans le stipe varie en fonction de son âge; un jeune palmier de 2 ans encore végétatif présente 124 mg d'amidon g⁻¹ contre 73 mg g⁻¹ pour un palmier du même âge mais fructifère, qui passe à 24 mg g⁻¹, pour un palmier âgé de 8 ans (Henson *et al.*, 1999). Cette teneur, pour un palmier adulte, varie longitudinalement et radialement ; l'amidon est à de plus forte teneur dans la partie médiane du stipe (77 mg g⁻¹ de MS, en moyenne), dans la zone radialement la plus externe (80 mg g⁻¹) (Henson *et al.*, 1999).

Même si le stipe est cité comme l'organe de réserve par excellence chez les *Arecaceae* (Henson *et al.*, 1999), les glucides se situent, notamment pour le palmier à huile, dans tous les compartiments de cette plante (Chollet *et al.*, 1957 ; Scheidecker *et al.*, 1958).

Quelques travaux insistent sur le pré requis que représente l'augmentation de glucides non structuraux (sucres solubles et amidon) au niveau des feuilles et des tiges de jeunes cocotiers, pour l'induction des premières floraisons (Ramadasan & Mathew, 1977 ; Kasturi Bai & Ramadasan, 1978 et 1982). Des variations diurnes et saisonnières des teneurs en glucides non structuraux des feuilles et parfois des tiges sont mises en parallèle avec les conditions environnementales sur différents types de matériels génétiquement différents (pour le cocotier : Kasturi Bai *et al.*, 1981 ; Kasturi Bai & Ramadasan, 1983 ; pour le palmier à huile: Adjahossou, 1983 ; Cornaire, 1994).

1.6- PROBLÉMATIQUE

Les plantes supérieures assurent la croissance de leurs organes à un instant donné à partir de deux sources de carbone :

(i) la photosynthèse,

(ii) les stocks mobilisables de carbone (ou réserves), qui proviennent aussi de la photosynthèse, mais qui sont accumulés temporairement dans les compartiments végétatifs de la plante (tronc, racines et feuilles).

Chez les espèces ligneuses tempérées, les plus étudiées sur ce sujet, le stockage de carbone représente une fonction majeure de la plante. Il est assuré sous forme de glucides qui peuvent être d'une grande diversité, dont certains sont parfois caractéristiques d'un genre, voire d'une famille botanique. La localisation, la constitution et l'utilisation des réserves dépendent du caractère rythmique de la croissance chez ces plantes. Elles s'accumulent au niveau des arrêts de croissance et des zones sous apicales. Leur répartition est ainsi tributaire de la morphologie de l'espèce. Au printemps, en absence totale de photosynthèse, la reprise de végétation repose exclusivement sur ces réserves carbonées. Il s'ensuit une baisse de leur niveau, observable en été. L'ampleur de ce processus peut être très importante. A l'opposé, avec l'arrêt de la croissance en automne, ces réserves augmentent de façon notable. Leur accumulation peut, dans certains cas, être interrompue lors du remplissage des fruits, manifestant alors une forte compétition entre ces puits.

Contrairement à ce qu'on observe chez la plupart des espèces fruitières tempérées, les croissances des compartiments végétatifs et fructifères du cocotier sont concomitantes, de sorte que, en conditions optimales d'alimentation hydrique, son fonctionnement à l'âge adulte apparaît continu. Dans de telles conditions, même si la croissance des compartiments végétatifs est stable, celle du compartiment fructifère se révèle assez irrégulière. Nous supposons que ce fonctionnement est le jeu de compétitions plus ou moins fortes entre puits végétatifs et fructifères, mais également entre puits fructifères, qui, en fonction de leurs différents stades de maturité, manifesteront des demandes énergétiques d'intensité variable. Sur ce compartiment en particulier, par ailleurs, la différenciation et le développement de ce compartiment sont très longs. Des conditions défavorables à un instant donné conditionnent les niveaux de production élaborée plusieurs mois plus tard. D'autre part, la présence simultanée de nombreux régimes à différents stades de maturité rend ces compétitions difficiles à dissocier. Pour ces raisons, ce système supposé simple devient d'apparence complexe, ce qui rend son étude délicate.

Nous poserons, comme hypothèse de base, que les réserves carbonées chez un cocotier adulte représentent un réservoir tampon, susceptibles de suppléer une photosynthèse insuffisante pour répondre, à elle seule, à la demande de la plante. A ce titre, nous émettrons l'hypothèse que l'état des réserves de la plante varie au cours de l'année, mêmes en conditions optimales, et influe par là même sur la production. On peut alors tenter d'estimer les contributions relatives de la photosynthèse et des réserves à la croissance et à la production saisonnières. Par ailleurs, la morphologie massive d'un cocotier adulte et son anatomie laissent penser qu'il dispose d'une capacité à constituer des réserves importantes. Enfin, dans un tel système fonctionnant en continu, on attend un déterminisme du stockage assez différent de celui couramment rencontré chez des espèces à croissance rythmique

(imposée principalement par le climat). On peut supposer alors que les variations du stock de réserves seront moins marquées que celles de plantes soumises à une forte saisonnalité.

Afin de décrire la nature des réserves carbonées rencontrées chez le cocotier ainsi que leur répartition quantitative au sein de la plante, une première expérience (*Expérience 1-*), comportant quatre campagnes d'abattage étalées sur 18 mois (octobre 2001, mars 2002, octobre 2002 et mars 2003), consiste à échantillonner tous les compartiments végétatifs (stipe, couronne foliaire et système racinaire) de 28 cocotiers. N'ayant pas d'hypothèse pour présumer de la localisation des réserves chez le cocotier, nous avons choisi, dans un premier temps, un échantillonnage large et systématique.

Pour suivre et décrire la variation saisonnière des réserves, parallèlement à la croissance des compartiments végétatifs et reproducteurs, une deuxième expérience (*Expérience 2-*) consiste à prélever tous les deux mois des échantillons sur les principaux compartiments de stockage, en relation avec le suivi biométrique sur 16 cocotiers de la croissance du stipe, des feuilles et du compartiment fructifère.

Les variations des quantités de réserves n'étant pas supposées dépendantes, comme chez les ligneux tempérés, d'un processus systématique lié à la rythmicité de leur fonctionnement, mais supposées aléatoire, liées aux compétitions entre organes en croissance, nous avons choisi de les provoquer en jouant sur l'équilibre entre sources et puits. Compte tenu de l'architecture de la plante étudiée, cela peut se faire par l'ablation d'organes sources assimilateurs tels que les feuilles ou d'organes puits tels que les fruits, gros consommateurs en énergie. On étudiera les contrastes entre saisons et entre années, aux échelles de l'organe, de la plante entière et du peuplement.

Nous présenterons dans le CHAPITRE 2 les méthodes de base utilisées dans les deux expériences conduites, à savoir le site expérimental, le matériel végétal, les règles de choix des arbres, le protocole d'analyses biochimiques et les modèles statistiques utilisés ; nous examinerons dans le CHAPITRE 3 la nature des réserves rencontrées chez le cocotier, leur importance quantitative, leur localisation et leur évolution saisonnière; nous exposerons dans le CHAPITRE 4 les relations entre allocation saisonnière de carbone au compartiment réserves et la croissance des compartiments végétatifs et fructifères. Enfin, nous tâcherons dans le CHAPITRE 5 de dégager le déterminisme du processus de stockage (mise en réserve et mobilisation) en relation avec les facteurs climatiques et biologiques dont nous disposons. Nous pourrions ainsi préciser le rôle des réserves carbonées chez le cocotier, notamment sur les principaux paramètres qui conditionnent les niveaux de production, à savoir le nombre de fleurs femelles différenciées et le taux de chute de noix encore immatures. Enfin, à partir des principaux résultats acquis, nous envisagerons les perspectives ouvertes par ce travail.

- CHAPITRE 2 -

MATÉRIELS et MÉTHODES

Ce chapitre a pour objectif de présenter les points expérimentaux et analytiques communs aux deux expériences mises en place. Les méthodes spécifiques à l'une ou l'autre seront présentées ensuite dans chacun des chapitres qui suivent.

2.1- SITE EXPÉRIMENTAL

Cette étude a été réalisée sur le Centre Agronomique de Recherche et de Formation du Vanuatu (CARFV) couvrant 400 ha à Saraoutou (*Espiritu Santo, République du Vanuatu, Pacifique Sud, lat. 15°26,7'S, long. 168°11,5'E*).

Le climat, décrit dans le tableau 2-1, est tropical océanique. La pluviométrie moyenne est de 2745 mm par an (moyenne entre 1989 et 2000).

Tableau 2-1 – Paramètres climatiques moyens entre 1989 et 2000 (Source : Rounsard *et al.*, soumis)

Saison humide (décembre - avril)						Saison sèche (juillet - septembre)					
Pluie	Rg	T	HR	VPD	ETP	Pluie	Rg	T	HR	VPD	ETP
(mm.mois ⁻¹)	(MJ m ⁻² j ⁻¹)	(°C)	(%)	(hPa)	(mm.j ⁻¹)	(mm.mois ⁻¹)	(MJ m ⁻² j ⁻¹)	(°C)	(%)	(hPa)	(mm.j ⁻¹)
335	20,0	30,3	89	10,8	4,2	117	14,5	27,6	86	8,1	5,4

Les conditions climatiques saisonnières qui caractérisent notre période d'observation sont décrites dans le tableau 2-2.

Tableau 2-2 – Paramètres climatiques moyens en 2002, 2003 et 2004 (Source : Rounsard *et al.*, soumis)

Année	Saison humide (décembre - avril)			Saison sèche (juillet - septembre)		
	Pluie (mm. mois ⁻¹)	Rg (MJ m ⁻² j ⁻¹)	T (°C)	Pluie (mm.mois ⁻¹)	Rg (MJ m ⁻² j ⁻¹)	T (°C)
2002 (s.e.)	223,2 (75,7)	20,5 (1,4)	26,1 (0,2)	133,5 (15,9)	14,8 (1,2)	23,2 (0,1)
2003 (s.e.)	174,4 (35,8)	21,3 (0,9)	25,7 (0,1)	95,3 (81,5)	16,5 (2,2)	22,8 (0,3)
2004 (s.e.)	190,0 (42,2)	21,4 (1,1)	25,8 (0,2)	-	-	-

Notre parcelle d'étude (P64) (Photo 2-1), ancien essai génétique, couvre 7,7 ha. La densité initiale de plantation est de 160 cocotiers par ha. Les cocotiers sont disposés en triangle équilatéral (de 8,50 m de côté). Chaque cocotier est donc entouré par 6 voisins formant un hexagone. La parcelle est recouverte par une vingtaine d'espèces de graminées (*Paspalum spp.* (21%), *Mimosa pudica* (11%) *Desmodium heterophyllum* (9%), *Mikania micrantha* (9%) et *Sida spp.* (8%)) (Rounsard *et al.*, soumis). Elle est andainée tous les 14,70 m (soit une interligne sur deux).



Photo 2-1- Notre parcelle d'étude (P64).

Cette parcelle est située sur un sol très argileux (50% à 90% voire plus d'argile), profond (1 à 2,5 m de profondeur) et homogène dérivant de cendres volcaniques anciennes déposées sur un plateau corallien (Bonzon *et al.*, 1991). La pente est très faible à nulle ; le ruissellement est faible, le risque d'érosion ou d'inondation nul (Bonzon *et al.*, 1991). Le drainage en profondeur est assez lent. En cas de fortes pluies, une réduction du développement des racines est à craindre. La réserve utile en eau ($\text{kg H}_2\text{O kg}^{-1}\text{sol}$) est abondante avec, cependant, une quantité d'eau extractible inférieure à 15% (Bonzon *et al.*, 1991). Cette faible quantité d'eau extractible est, néanmoins, compensée par la grande épaisseur du sol et sa consistance meuble en surface facilitant ainsi la prospection racinaire. Le taux de matière organique est assez élevé dans l'horizon de surface puis décroît rapidement en profondeur. Globalement les caractéristiques chimiques de ce sol sont excellentes ; aucune carence et aucun déséquilibre majeur s'observent (Bonzon *et al.*, 1991).

2.2- MATÉRIEL VÉGÉTAL

Le matériel végétal sur lequel porte cette étude est l'HYBRIDE du VANUATU, issu du croisement du Nain Rouge du Vanuatu (NRV, géniteur femelle) par le Grand amélioré du Vanuatu (GVT, géniteur mâle). Les cocotiers sont âgés de 17 ans en début d'étude (octobre 2001).

Le NRV, petit par sa taille se caractérise par un nombre de noix important par régime. Avec 100 à 120 g de coprah par noix, la taille de ces noix reste modeste (Calvez *et al.*, 1985). Il a d'autre part la caractéristique d'être précoce et résistant au dépérissement foliaire (DFMT), maladie d'origine virale endémique du Vanuatu, transmise par *Myndus taffin*, un insecte.

Le GVT se caractérise principalement par des noix petites et nombreuses (Parham, 1966 ; Whitehead, 1966 cités par Labouisse *et al.*, 2004). Cet écotype montre une forte variabilité naturelle pour certains paramètres de production que sont le poids de coprah par noix ainsi que le nombre de noix par arbre et par an (Calvez *et al.*, 1985). Il présente l'avantage de germer très rapidement. Il a une floraison précoce dans de bonnes conditions de pépinière et de croissance au champ (Nucé de Lamothe et Wuidart, 1981). La proportion de coprah par fruit est élevée (Calvez *et al.*, 1985). Il a d'autre part la caractéristique d'être résistant comme le NRV au DFMT.

L'HYBRIDE du VANUATU (photo 2-2) a été créé principalement pour un environnement donné afin d'exploiter, sur site, cette résistance au DFMT (Nucé de Lamothe *et al.*, 1986). Le gain en coprah produit par rapport à ses géniteurs est non négligeable, augmentant de façon significative la production à l'hectare (tableau 2-3).



Photo 2-2 - L'HYBRIDE du VANUATU (Source: Labouisse *et al.* (2005))

Tableau 2-3 - Rendement du NRV, du GVT et de l'HYBRIDE du VANUATU (Source: Labouisse *et al.* (2005)).

	GVT	NRV	HYBRIDE
Nombre de noix arbre ⁻¹ an ⁻¹	88,0	100,0	145,0
Poids de coprah noix ⁻¹ (g)	148,0	117,0	154,0
Poids de coprah ha ⁻¹ an ⁻¹ (t)	1,9	2,4	3,6

2.3- CHOIX des ARBRES ABATTUS ou SUIVIS

En septembre 2001, un inventaire complet de la hauteur des cocotiers et une estimation de leur production ont été réalisés (Roupsard *et al.*, (soumis)). Quatre classes principales de hauteurs du stipe sont ressorties permettant de caractériser le peuplement en terme de vigueur ; 0,4% du peuplement présentait une hauteur inférieure à 8 m, cette classe peu représentée est ensuite ignorée, 18,3% des cocotiers sont considérés comme petits (C1, 8 m < hauteur < 10 m), 60,4% moyens (C2, 10 m < hauteur < 12 m) et enfin 20,9% grands (C3, 12 m < hauteur < 14 m). Parallèlement, sur chaque cocotier, les noix sur les régimes de rangs 14, 19 et 24 sont dénombrées. La production annuelle relative de chaque cocotier, estimée avec la formule développée par D. Boutin (CIRAD, comm. pers.), a permis de dégager cinq classes relatives de production (25 à 50 noix cocotier⁻¹ an⁻¹; de 51 à 75 noix cocotier⁻¹ an⁻¹ ; de 76 à 100 noix cocotier⁻¹ an⁻¹; de 101 à 125 noix cocotier⁻¹ an⁻¹ et de 126 à 150 noix

cocotier⁻¹ an⁻¹).

Pour nos deux expériences, les quatre cocotiers échantillonnés par campagne et par traitement ont tous été choisis dans la classe moyenne de production (76 à 100 noix cocotier⁻¹ an⁻¹). Afin que la distribution des hauteurs dans chacune de nos sous-populations soit représentative de la distribution des hauteurs du peuplement dans son ensemble, un cocotier est choisi dans la classe C1, deux dans la classe C2 et un dans la classe C3.

Les caractéristiques végétatives et de production des 44 cocotiers retenus dans le cadre de nos deux expériences sont décrites dans le tableau 2-4.

Tableau 2-4 - Caractéristiques végétatives et de production des cocotiers choisis dans le cadre de nos deux expériences

	Expérience 1-		Expérience 2-
	TÉMOIN	'ABLATION-RACINE'	TOUS TRAITEMENTS
Hauteur stipe (m)	11,0 ± 0,3 (s.e.)	10,7 ± 0,4 (s.e.)	11,0 ± 0,3 (s.e.)
Nb feuilles	30,1 ± 0,6 (s.e.)	26,7 ± 1,4 (s.e.)	31,2 ± 0,8 (s.e.)
Nb régimes an ⁻¹	12,8 ± 0,3 (s.e.)	12,2 ± 0,4 (s.e.)	12,4 ± 0,3 (s.e.)
Nb noix plant ⁻¹ an ⁻¹	153,0 ± 5,8 (s.e.)	138,6 ± 9,0 (s.e.)	144,3 ± 4,8 (s.e.)

Chaque cocotier étudié a été décrit, par le passé, individuellement, selon quelques critères morphologiques et agronomiques indiqués dans les tableaux 2-5 et 2-6 (*Expérience 1-*) et dans le tableau 2-7 (*Expérience 2-*). Aucune corrélation simple ne semble exister entre hauteur du stipe et potentiel de production. Par ailleurs, les productions moyennes des cocotiers de l'*Expérience 1-* (tableau 2-8) montrent des fluctuations et des irrégularités intra et interannuelles parfois importantes : en règle générale, la production pendant la saison humide (entre décembre et avril) a tendance à être bien plus élevée qu'en saison sèche (entre juillet et octobre).

Tableau 2-5 – Performances agronomiques initiales, en termes de croissance et de production de chaque cocotier **TEMOIN** choisi pour l'Expérience 1- (Sources : C. Hamelin et O. Roupsard, CIRAD).

<i>Campagne</i>	OCTOBRE 2001				MARS 2002				OCTOBRE 2002				MARS 2003						
<i>N° arbre</i>	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	<i>Moyenne</i>	<i>s.e.</i>	<i>c.v. (%)</i>
<i>Hauteur stipe</i>	10,9	9,2	11,0	12,4	9,3	10,9	10,9	12,7	9,3	11,5	11,1	12,5	9,5	10,7	10,9	12,6	11,0	0,29	10,9
<i>Nb feuilles</i>	29	29	29	29	34	29	29	34	25	29	29	34	29	29	30	34	30,1	0,62	8,5
<i>Nb régimes an⁻¹</i>	12,5	13,2	12,3	11,8	10,5	13,5	13,8	12,9	10,5	14,0	13,4	14,6	13,5	11,6	13,1	13,0	12,8	0,28	9,2
<i>Nb noix régime⁻¹</i>	10,5	12,2	11,5	13,7	12,2	12,6	12,0	10,5	10,0	13,9	13,6	12,6	11,6	10,6	13,0	11,2	12,0	0,29	10,1
<i>Nb noix plant⁻¹ an⁻¹</i>	130,6	153,0	144,5	160,4	128,5	170,0	164,5	136,1	104,8	194,6	175,9	183,1	158,4	123,6	170,0	150,4	153,0	5,8	15,7

Tableau 2-6 – Performances agronomiques initiales, en termes de croissance et de production de chaque cocotier '**ABLATION-RACINE**' choisi pour l'Expérience 1- (Sources : C. Hamelin et O. Roupsard, CIRAD).

	OCTOBRE 2001				MARS 2002				OCTOBRE 2002				MARS 2003						
<i>N° arbre</i>					R01	R02	R03	R04	R05	R06	R07	R08	R09	R10	R11	R12	<i>Moyenne</i>	<i>s.e.</i>	<i>c.v. (%)</i>
<i>Hauteur stipe</i>	-	-	-	-	9,5	11,2	11,2	13,1	9,8	10,9	9,3	10,3	8,8	11,7	11,0	12,0	10,7	0,36	11,6
<i>Nb feuilles</i>	-	-	-	-	19	24	29	29	24	19	29	26	34	24	29	34	26,7	1,43	18,5
<i>Nb régimes an⁻¹</i>	-	-	-	-	12,4	11,8	12,1	11,5	13,6	12,4	13,8	8,8	13,4	10,8	13,5	12,6	12,2	0,41	11,7
<i>Nb noix régime⁻¹</i>	-	-	-	-	12,8	13,7	10,5	9,9	10,4	9,0	12,5	8,3	10,9	11,1	13,0	13,5	11,3	0,51	15,7
<i>Nb noix plant⁻¹ an⁻¹</i>	-	-	-	-	158,3	161,1	128,0	114,0	141,9	112,6	171,4	72,8	145,0	112,8	175,0	169,9	138,6	9,0	22,5

Tableau 2-7 – Performances agronomiques initiales, en termes de croissance et de production des cocotiers choisis pour l'Expérience 2- (Sources : C. Hamelin et O. Roupsard, CIRAD).

<i>Traitement</i>	TEMOIN				'ABLATION-RACINE'				'ABLATION-FEUILLE'				'ABLATION-REGIMES'						
<i>N° arbre</i>	T01	T02	T03	T04	R01	R02	R03	R04	F01	F02	F03	F04	REG01	REG02	REG03	REG04	<i>Moyenne</i>	<i>s.e.</i>	<i>c.v. (%)</i>
<i>Hauteur (m)</i>	10,0	11,0	11,5	12,2	11,2	10,4	10,3	10,2	12,9	11,1	11,3	9,0	10,4	11,5	10,2	12,5	11,0	0,3	9,2
<i>Nb feuilles</i>	35	33	36	33	35	30	29	28	29	33	25	29	33	30	32	29	31,2	0,8	9,7
<i>Nb régimes an⁻¹</i>	12,6	13,4	14,9	8,9	13,0	9,7	12,7	9,1	14,1	15,1	12,4	15,1	7,7	13,3	14,0	11,9	12,4	0,3	27,3
<i>Nb noix régime⁻¹</i>	11,3	10,4	13,2	14,3	10,6	10,3	11,6	10,4	11,7	11,8	11,9	12,6	9,6	12,6	11,6	11,9	11,6	0,3	10,4
<i>Nb noix plant⁻¹ an⁻¹</i>	141,4	139,0	196,0	126,5	137,7	99,7	146,7	95,3	164,7	178,0	147,6	190,0	73,7	167,7	161,9	140,9	144,3	4,8	35,1

Tableau 2-8 – Productions moyennes des cocotiers TEMOINS et 'ABLATION-RACINE' de l' *Expérience 1*- entre 1989 et 1996, en fonction des saisons (exprimées en nombres cumulés de régimes et de noix par saison) (Source : C. Hamelin, CIRAD).

Saison	TEMOIN						'ABLATION-RACINE'					
	Nb. régimes		Nb. noix		Nb. noix régime ¹		Nb. régimes		Nb. noix		Nb. noix régime ¹	
	humide	sèche	humide	sèche	humide	sèche	humide	sèche	humide	sèche	humide	sèche
1989	5,4	3,4	78,6	31,7	14,6	9,4	4,8	3,3	62,8	38,5	13,0	11,8
1990	5,3	3,4	75,3	48,1	14,2	14,0	5,1	4,7	58,2	46,0	11,4	9,9
1991	4,8	3,4	68,1	34,6	14,2	10,2	4,1	3,1	59,8	34,5	14,6	11,2
1992	6,1	3,1	75,3	34,6	12,3	11,3	6,5	2,8	79,0	32,0	12,2	11,3
1993	3,8	3,0	51,3	29,2	13,7	9,7	3,1	3,3	45,4	30,7	14,7	9,4
1994	5,6	2,2	64,7	19,8	11,6	9,0	5,9	2,4	64,8	14,6	11,0	6,0
1995	7,4	3,4	85,2	32,3	11,5	9,6	7,1	3,3	76,7	28,6	10,8	8,6
1996	6,8	-	102,9	-	15,1	-	6,4	-	94,9	-	14,8	-
Moy.	5,6	3,1	75,2	32,9	13,4	10,5	5,4	3,3	67,7	32,1	12,8	9,7
s.e.	0,4	0,2	5,4	3,2	0,5	0,7	0,5	0,3	5,4	3,7	0,6	0,8

2.4- PROTOCOLES d'ANALYSES BIOCHIMIQUES

Conservation et broyage des échantillons

Tous les échantillons récoltés frais sont congelés (congélateur à -20°C), puis lyophilisés (lyophilisateur Cryodos -50°C , Telstar, Espagne). Cette opération permet de les déshydrater, afin de les stabiliser et d'éviter ainsi toutes réactions enzymatiques et toutes dégradations de molécules d'intérêt, dans notre cas, les glucides. Ces échantillons lyophilisés sont, ensuite, ensachés sous vide, replacés à -20°C en attendant leur acheminement sur Montpellier. Ils sont alors replacés à -20°C puis broyés en présence d'azote liquide, afin d'obtenir une poudre de granulométrie inférieure à $100\text{ }\mu\text{m}$. Deux types de broyeurs sont utilisés en fonction de la taille et de la nature des échantillons : des broyeurs à couteaux (Thomas, Etats-Unis) pour les gros échantillons (de folioles, pétioles, rachis et racines) et un broyeur à bille (Mixer Mill MM 200, Retsch, Allemagne) pour les petits échantillons (de stipe).

Extraction des sucres

Une première étape consiste à extraire les sucres solubles, à partir de 10 à 30 mg de poudre, avec de l'éthanol 80% (1 ml), à 80°C pendant 30 min. Après centrifugation et après avoir récupéré le surnageant, le culot est remis en solution en présence d'éthanol 80%. Cette opération est répétée une fois, puis l'éthanol 80% est remplacé une dernière fois par de l'éthanol 50% et ce, dans les mêmes conditions que précédemment. Les trois surnageants récoltés, successivement, sont regroupés. Ils contiennent les sucres solubles, le culot résiduel, l'amidon. Ce dernier est stocké à -30°C dans de l'éthanol 80%.

Dosage des sucres solubles

Le surnageant est filtré en présence de polyvinyl polypyrrolidone (PVPP) et de charbon actif afin d'éliminer les pigments et les polyphénols. Après évaporation de l'éthanol à l'aide d'un évaporateur sous-vide de type « speedvac » (Jouan, RC 1022 et RCT 90), le dosage des sucres solubles est réalisé. Il se fait par chromatographie ionique haute performance (HPIC Dionex Sunnyval, USA) à détection ampérométrique pulsée (HPAE-PAD). Dans le cadre de cette étude, deux monosaccharides sont recherchés, le glucose et le fructose, et un disaccharide, le saccharose.

Dosage de l'amidon

Afin de solubiliser l'amidon, le culot est repris dans de la soude (0,02N) à 90°C pendant 2h. L'hydrolyse de l'amidon en glucose est, ensuite, réalisée en présence d' α -amylglucosidase, à PH 4,2 pendant 1h30 à 50°C . Le glucose ainsi obtenu est quantifié par méthode enzymatique (Boehringer, 1988) en utilisant l'hexokinase et la glucose-6-phosphate-déshydrogénase : cette réaction libère du NADPH dont la quantité est proportionnelle à celle de glucose présente initialement. La densité optique du NADPH est mesurée à 340 nm avec un spectrophotomètre UV/VIS (Jasco, V-530).

Pour les différents glucides considérés, les résultats sont exprimés en mg de glucides par g de Matière Sèche (MS) (avec la précision décrite en annexe 1-) et en quantités totales de glucides par organe et par cocotier (en g) et, à l'échelle du peuplement, (en t par ha).

2.5- MODÈLES d'ANALYSE STATISTIQUE

Les calculs ont été réalisés à l'aide de trois logiciels différents : Statistix (version 7.0, Grimmersoft) pour les données de croissance et de production, avec la procédure MIXED du logiciel SAS (version 9.1) pour les données « sucres » et enfin, Statbox pour l'établissement de régressions multiples. Les comparaisons multiples de moyennes sont réalisées en utilisant le test de Tukey au seuil de 5%.

L'effet des différents facteurs observés a été étudié par des analyses de la variance. Cette méthode suppose que les variations aléatoires sont distribuées normalement et que les variances des populations sont égales (Vilain, 1999). Or, dans notre cas ces conditions d'application étaient rarement réunies. En effet, les distributions des teneurs en sucres étaient parfois dissymétriques, avec de nombreuses valeurs proches de 0. D'autre part, la variabilité entre teneurs était d'autant plus forte que les moyennes étaient elles-mêmes élevées. On a donc procédé à une transformation des variables afin de stabiliser les variances. Compte tenu de la proportionnalité entre les moyennes et les écarts types, une transformation logarithmique a été réalisée. Une fois l'analyse effectuée et les différences entre moyennes testées, la transformation inverse a été effectuée afin d'énoncer les résultats. Cette transformation ne fut pas nécessaire pour les autres données (quantités de glucides).

Concernant, en particulier, les données de teneurs et de quantités en sucres et les données de croissance et de production, deux analyses différentes ont été réalisées sur chaque compartiment : la première teste l'effet saisonnier sur le témoin seul et la seconde teste conjointement l'effet du traitement appliqué et de la saison.

Sur l'expérience 1

Pour le stipe, le modèle teste l'effet de la hauteur de prélèvement (souche, bas, milieu, extrémité) et de la zone prélevée ('cœur', milieu, extérieur, 'écorce'), l'effet du traitement appliqué ('témoin' et 'ablation-racine') et de la campagne de prélèvement (octobre 2001, mars 2002, octobre 2002 et mars 2003) ainsi que leurs interactions. Sur ce compartiment en particulier, le modèle est défini de telle façon que les écarts entre valeurs observées et valeurs prédites sont corrélées entre elles, pour des carottes prélevées sur un même cocotier (effet 'cocotier' aléatoire), et pour une même carotte, entre deux zones physiquement proches (modèle auto-régressif pour les effets 'zone'). Cela découle d'observations préalables, montrant que les valeurs absolues des teneurs sont d'autant plus proches qu'elles caractérisent deux zones moyennes (i. e. les zones 'cœur' et 'milieu').

Sur les pétioles, les rachis, et les folioles, le modèle teste l'effet du rang des feuilles, de la zone de prélèvement (bas, milieu, extrémité pour le pétiole ; milieu et extrémité pour le rachis), du traitement et de la campagne, et les interactions entre ces paramètres. Comme précédemment, ce modèle est défini de telle façon que les écarts entre valeurs observées et prédites par le modèle sont corrélées entre elles pour des palmes prélevées sur le même cocotier (d'où un effet 'cocotier' aléatoire), et pour des palmes de rangs proches (modèle auto-régressif entre les effets 'rang'). En revanche, aucune corrélation n'a été constatée entre zones proches sur un même compartiment. Sur les folioles, l'effet 'zone de prélèvement' n'a pas été testé car, à partir d'octobre 2002, un seul prélèvement (au milieu du rachis) était réalisé.

Sur les racines, outre l'effet traitement et l'effet campagne, chaque observation dépend du

type de racines (R1, R2 ou R3) et de la zone de prélèvement ('zone 1' et 'zone 2'), propre au type. Là encore, un effet 'cocotier' aléatoire est ajouté pour tenir compte de la corrélation entre les observations réalisées sur un même arbre.

Sur l'expérience 2

Pour les pétioles, le modèle teste l'effet du traitement et de la campagne ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs.

Pour le stipe, l'analyse teste l'effet du traitement, de la campagne et de la hauteur du prélèvement (souche, bas et mi-hauteur) sur le stipe ainsi que les interactions entre ces facteurs.

2.6- DESCRIPTION DÉTAILLÉE du COMPARTIMENT FRUCTIFÈRE : EXPÉRIENCE EN SUS

Cette expérience a été réalisée en octobre 2002 sur 6 cocotiers voisins, choisis sur notre parcelle d'étude, selon les critères définis au § 2.4-. Tous les régimes présents sur ces 6 cocotiers sont récoltés (Photo 2-3), leur stade de maturité évalué en fonction du rang de la feuille qui les axile.



Photo 2-3- Récolte de tous les régimes présents sur un cocotier (octobre 2002)

Cette expérience a pour objectif général de décrire précisément et complètement le compartiment fructifère sur quelques cocotiers et d'établir des relations allométriques généralisables. Plus spécifiquement, elle permet de :

- (i) Établir un profil de répartition du nombre de noix sur une couronne moyenne. Pour ce faire, les nombres de noix nouées et de noix élaguées de chaque régime récolté sont précisément notés. Ainsi il sera possible d'estimer, dans le CHAPITRE 3- où seulement quelques régimes sont récoltés, à partir d'une interpolation entre ces quelques points pour chaque rang de feuille fructifère, le nombre probable de noix portées et ainsi d'approximer la charge en fruits de chaque cocotier abattu ;
- (ii) Estimer l'importance relative des quatre compartiments constitutifs d'une noix (bourse,

coque, albumen et eau) en fonction de leur stade de maturité. Pour ce faire, quatre noix prises au hasard sur chaque régime récolté sont pesées entières, puis débourrées. L'albumen et l'eau de coco sont pesés à l'état frais. Les poids frais des compartiments 'bourre' et 'coque' sont déduits par différence des pesées faites précédemment. Afin de déterminer les teneurs en eau de chacun des ces compartiments, des échantillons de bourre et de coque pour chaque noix sont séchés à l'étuve (à 105°C pendant 48 heures), des échantillons d'albumen et d'eau de coco lyophilisés (pendant 72 heures). Ces résultats (présentés dans l'annexe 2-) sont utilisés dans l'estimation de la demande énergétique totale de la plante (annexe 4- et CHAPITRE 4-) ;

- (iii) Établir une relation type « biomasse vs circonférence des noix ». Pour ce faire, la circonférence équatoriale des noix récoltées précédemment est mesurée. Cette relation (présentée en annexe 2.3-) sera utilisée dans le CHAPITRE 4- et en annexe 4- afin de déterminer la croissance pondérale des noix au cours du temps à partir des seules mesures de circonférence.

- CHAPITRE 3 -

NATURE, RÉPARTITION et ÉVOLUTION DES RÉSERVES CARBONÉES

Certains des résultats et des discussions présentés dans ce chapitre ont fait l'objet d'une publication parue dans *Experimental Agriculture* (Mialet-Serra *et al.*, *Expl. Agric.* (2005), volume 41, pp. 161-174 © 2005 Cambridge University Press).

Ce chapitre vise à caractériser la nature chimique des réserves glucidiques, à décrire leur répartition au sein des différents compartiments végétatifs échantillonnés (le stipe, la couronne feuillée et le système racinaire) et à décrire leur évolution saisonnière. Le comportement de cocotiers dont l'enracinement a été réduit est comparé à celui de cocotiers témoins.

3.1- MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.1.2- Traitements appliqués

Deux traitements sont suivis : témoin et 'ABLATION-RACINE'.

Sur le traitement 'ABLATION-RACINE', l'objectif est de limiter l'offre en eau et en éléments minéraux en enlevant approximativement 50% du système racinaire. Deux petites fosses semi-circulaires, creusées sur 1 mètre de profondeur, sont placées en vis-à-vis de manière à ne pas fragiliser les arbres. Ces fosses sont régulièrement nettoyées et recouvertes de manière à limiter toute infiltration d'eau pendant la durée de l'expérience. Cette ablation partielle qui est maintenue tout au long de l'expérience, a été réalisée en début d'expérience (en octobre 2001).

Cette expérience est conduite d'une part sur 16 cocotiers témoins, abattus quatre par quatre au cours de quatre campagnes à environ 6 mois d'intervalle: en octobre 2001, en mars 2002, en octobre 2002 et en mars 2003, et, d'autre part, sur 12 cocotiers 'ABLATION-RACINE' dont la première campagne d'abattage a eu lieu en mars 2002, 6 mois après l'application du traitement.

Lorsque notre étude a commencé, le peuplement était dans un état phytosanitaire sub-optimal suite à des attaques de *Graeffea crouani* et *Corticium penicillatum*, réduisant de façon significative la surface des feuilles. Ces attaques furent contrôlées en début d'expérience par des traitements chimiques adaptés. Lors des échantillonnages de mars 2002, d'octobre 2002 et de mars 2003, les cocotiers présentaient *de visu* un état phytosanitaire satisfaisant.

3.1.2- Echantillonnage en vue du suivi des teneurs en glucides

A chaque campagne d'abattage, des échantillons de stipe, de feuilles et de racines sont prélevés, sur plusieurs jours, sur chaque cocotier abattu.

Sur le stipe

Une fois le cocotier abattu, les échantillons sont prélevés le long du stipe à quatre hauteurs : dans la souche (partie enterrée du stipe), à la base (à 20 cm du niveau du sol), à mi-hauteur et au sommet du stipe (dans la zone sous apicale). En octobre 2002, afin d'établir un profil plus précis le long du stipe pour chacun des glucides recherchés, sur 2 des 4 cocotiers témoins échantillonnés alors, deux carottes (situées côte à côte) sont prélevées tous les mètres.

A chaque hauteur, une à deux carottes radiales sont prélevées à l'aide d'une tarière de Pressler (6,6 mm de diamètre \times 300 mm de longueur) (Photo 3-1). Avant leur conditionnement en laboratoire, ces carottes sont placées dans une glacière durant leur transport.



Photo 3-1- Récolte des carottes sur le stipe à l'aide d'une tarière

Au laboratoire, chaque carotte est divisée en 4 sous-échantillons ('écorce', extérieur, milieu et 'cœur') sur la souche, à la base et à mi-hauteur et en 3 sous-échantillons ('écorce', extérieur et 'cœur') au sommet du stipe. Ces sous-échantillons représentent les 3 à 4 zones radiales visibles sur une coupe transversale de stipe (Photo 3-2). Un demi gramme à 1g (en poids frais) est prélevé.

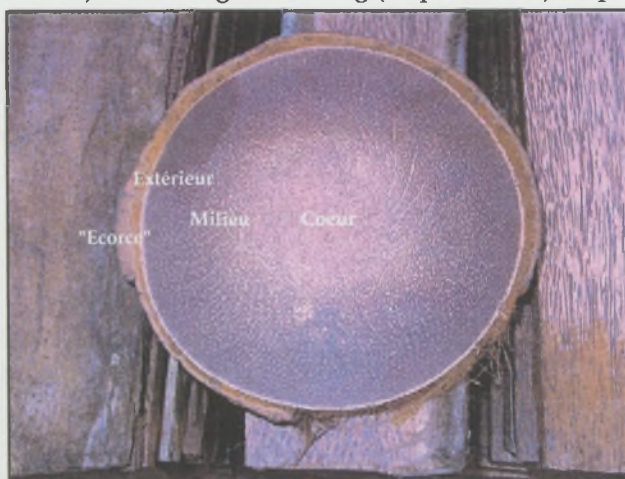


Photo 3-2- Coupe transversale de stipe montrant les quatre zones radiales (Source : A. Rouzière, CIRAD).

Sur les feuilles

Jusqu'à 34 feuilles ont été recensées sur certains des cocotiers choisis. Sur chaque cocotier abattu, la feuille de rang 4 puis toutes les cinq feuilles sont récoltées séparément. Dans une couronne, rappelons que la feuille de rang 1 est la feuille la plus jeune, la dernière à s'être épanouie. Avant l'abattage, les rangs de toutes les feuilles dans la couronne sont précisément repérées et numérotées. Les feuilles les plus âgées sont récoltées sur pied en remontant dans la couronne jusqu'à la feuille de rang 14. En deçà, les feuilles ne sont récoltées qu'une fois le cocotier abattu. Toutes les feuilles sont prélevées le matin afin d'éviter toute accumulation de glucides dans la journée.

Toutes ces feuilles sont, ensuite, transportées entières au laboratoire, stockées sur place moins de 24 heures. Pour chaque feuille récoltée, des échantillons de 20 à 30 g (poids frais) sont prélevés à la base, au milieu et à l'extrémité (en dessous du point d'insertion des premières folioles) du pétiole ; au milieu et à l'extrémité du rachis ; et sur des folioles situées à la base, au milieu et à l'extrémité du rachis, pour les campagnes d'octobre 2001 et mars 2002. A partir d'octobre 2002, les premiers résultats permettent de simplifier en ne faisant qu'un prélèvement au milieu du rachis.

En octobre 2002 sur les 8 cocotiers abattus, un échantillon est prélevé au niveau du méristème apical.

Sur les racines

Trois ordres de racines sont prélevées : des grosses racines ou racines primaires (R1, dont le diamètre est compris entre 10 et 15 mm), des racines moyennes ou secondaires (R2, dont le diamètre est compris entre 1 et 9 mm) et enfin, des racines fines ou tertiaires (R3, dont le diamètre reste inférieur ou égal à 1 mm). Ces racines sont récoltées lors de l'estimation de la biomasse (cf. § 2.3-).

Sur les racines d'ordres 1 et 2, les prélèvements sont réalisés sur deux zones morphologiquement différentes : la zone sous l'apex, blanchâtre, en cours de différenciation (zone 1) et la zone mature, lignifiée et différenciée (zone 2). Des échantillons de 20 à 30 g (poids frais) sont prélevés pour chaque ordre et pour chaque zone.

3.1.3- Echantillonnage pour la détermination des biomasses sèches

Afin d'estimer les quantités relatives de glucides par compartiment végétatif, les biomasses sèches que représentent chacun de ces compartiments sont estimées préalablement.

Les teneurs en eau de chaque compartiment sont estimées à partir d'aliquotes séchées à 105 °C à l'étuve pendant 48 heures.

Le stipe

La biomasse du stipe passe par une estimation faite, tous les mètres, de la biomasse sèche de chacune des zones radiales identifiées précédemment ('écorce', extérieure, milieu et 'cœur').

Pour ce faire, deux préalables sont requis :

- (i) estimer le volume (largeur_(zone) × hauteur) de chaque zone à chaque niveau ;

- (ii) estimer leur densité (poids sec par unité de volume). Chaque mètre, une carotte est prélevée, les trois ou quatre zones radiales repérées, découpées, leur largeur mesurée, leurs poids frais et sec notés.

Les feuilles

Le 'cœur' et les feuilles de rangs 1 (nouvellement épanouie), 2, 3, 7 et 8, n'ayant pas encore terminé leur croissance, sont récoltés en plus des feuilles précédemment échantillonnées. La biomasse sèche de chaque feuille récoltée et des différents compartiments qui la constitue est ensuite estimée.

Compte tenu de la disposition des feuilles les unes par rapport aux autres dans la couronne, les poids des feuilles de rangs 5 et 6 sont supposés identiques à celui de la feuille 7, ceux des feuilles 10 à 13 à celui de la feuille 14 et ainsi de suite. Cette interpolation permet ainsi d'estimer la biomasse sèche des couronnes ainsi que, dans le détail, les biomasses totales des pétioles, des rachis et des folioles.

Les racines



Afin d'estimer la biomasse que représente chaque ordre de racines, une fosse de grand volume est creusée sur l'interligne. Elle représente $1/12^{\text{ème}}$ de l'espace théorique colonisé par le système racinaire d'un cocotier (Jourdan, 2004) (Photo 3-3). La profondeur de cette fosse est de 1 m, son volume de $5,20 \text{ m}^3$. Toutes les racines déterrées sont récoltées, même celles se trouvant sous le stipe. Elles sont triées au champ par ordre, puis transportées au laboratoire où elles sont lavées, séchées puis pesées. Leur poids sec est alors multiplié par 12,1 afin de tenir compte de l'espace total colonisé et des 10% de racines profondes estimés lors d'observations antérieures faites sur cette même parcelle par C. Jourdan (CIRAD, comm. pers.). Sur le traitement 'ABLATION-RACINE', la biomasse racinaire totale ainsi estimée est ensuite divisée par 2.

Photo 3-3. Exemple d'une fosse creusée, représentant $1/12^{\text{ème}}$ de l'espace théorique colonisé par le système racinaire d'un cocotier adulte (Source : C. Jourdan, CIRAD).

Les régimes

Les régimes de rangs 9, 10, 14, 19 et le dernier régime présent sur la couronne (régime mature à partir du rang 22) sont récoltés.

La spathe (enveloppe qui enveloppait initialement l'inflorescence, lorsqu'elle est encore présente), le pédoncule et les épillets de chacun des ces régimes sont pesés à l'état frais.

Les noix de chaque régime récolté sont comptées, pesées entières et débourrées puis l'albumen et l'eau de coco de toutes ces noix sont pesés à l'état frais. Les poids frais des compartiments 'boure' et 'coque' sont déduits par différence des poids frais précédemment notés. Des échantillons d'albumen et d'eau de coco sont lyophilisés afin d'en déduire leur teneur en matière sèche. Les poids secs des quatre compartiments des noix pour chaque régime sont ensuite estimés.

La charge en fruits des cocotiers est estimée comme indiqué au CHAPITRE 2, § 2.7-.

3.1.4- Estimation des quantités en glucides¹ à l'échelle de la plante et du peuplement

Le stipe

La biomasse de chaque zone radiale a été estimée, tous les mètres le long du stipe. Quant aux teneurs de ces zones elles ne sont connues longitudinalement, rappelons-le, qu'en quatre points. Les profils précis en glucides établis en octobre 2002 sur 2 cocotiers témoins, échantillonnés tous les mètres, ont permis de définir une méthode simple d'interpolation longitudinale (décrite en détails dans l'annexe 3-), à partir de ces quelques points. Cette méthode a été appliquée systématiquement à tous les cocotiers.

Les feuilles

Sur les pétioles, les rachis et les folioles de feuilles, il est difficile d'estimer arbitrairement la biomasse propre à la base, au milieu et à l'extrémité du pétiole (idem pour le rachis et les folioles). Seule la biomasse totale de chacun des compartiments a été déterminée. Les teneurs à la base, au milieu et à l'extrémité du pétiole de chaque feuille échantillonnée sont donc moyennées. Il en est de même pour celles au milieu et à l'extrémité du rachis et celles des folioles à la base, au milieu et à l'extrémité du rachis.

Les quantités de glucides de la feuille de rang 4 et de toutes les 5 feuilles à partir de la quatrième sont estimées directement, à partir de leur teneur en glucides et de leur biomasse. Afin de pouvoir estimer les quantités de glucides sur les autres feuilles, et toujours, en s'aidant des caractéristiques géométriques de la couronne, les teneurs moyennes en glucides du pétiole, du rachis et des folioles des feuilles de rangs 1 à 3 sont supposées identiques à celle de la feuille de rang 4, celles

¹ En règle générale, la quantité de glucides se calcule selon l'équation suivante : Quantité (g) = teneur (mg g⁻¹) × biomasse compartiment (g).

des feuilles 5 à 8 à celle de la feuille 9 et ainsi de suite.

Les racines

Sur les racines d'ordres 1 et 2, les quantités de glucides sont préalablement estimées par zone. D'après des observations antérieures de C. Jourdan (CIRAD, comm. pers.), la biomasse de la 'zone 1' représente approximativement 10% de la biomasse totale pour les racines d'ordre 1 et 2.

3.2- RÉSULTATS

3.2.1- Distribution des teneurs en glucides au sein de la plante

Il s'agit, dans cette première partie, de présenter les grandes tendances qui caractérisent la répartition des glucides au sein d'un cocotier adulte témoin.

Le stipe

Le tableau 3-1 présente la variabilité verticale, le long du stipe, des teneurs en glucides. Les valeurs présentées sont des moyennes pondérées en fonction de la part relative de chaque zone radiale. Le saccharose est de loin le glucide prépondérant. Les teneurs en monosaccharides et en saccharose se répartissent selon un gradient ascendant visible à partir de la mi-hauteur. Stables sur la première moitié du stipe (de la souche à mi-hauteur), elles augmentent ensuite significativement. L'amidon, à l'état de traces dans la souche et à la base du stipe, voit sa teneur augmenter ensuite significativement, représentant alors entre 10% et 14% des glucides totaux.

Tableau 3-1 - Variabilité verticale des teneurs en glucides (mg g⁻¹) sur les témoins. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 11 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%. Monosaccharides = glucose + fructose.

	Hauteur de prélèvement				Seuil
	Souche	Base	Milieu	Sommet	
Monosaccharides	4,1 (1,9) b	5,2 (0,4) b	5,1 (1,8) b	14,8 (2,4) a	***
Saccharose	90,9 (7,2) c	111,8 (13,3) c	115,5 (3,0) b	188,2 (27,3) a	***
Amidon	0,4 (0,1) a	0,8 (0,0) a	12,2 (6,5) b	8,4 (2,7) b	***

Dans le méristème caulinaire à l'extrémité du stipe, la teneur en glucides totaux s'élève à 365 mg g⁻¹. Le saccharose reste, sur ce petit compartiment, majoritaire et représente à lui seul environ 77% des glucides totaux, l'amidon 13% et les monosaccharides 10%.

Le tableau 3-2 présente la variabilité radiale des teneurs moyennes en glucides dans le stipe des témoins pour une hauteur de prélèvement donnée (à mi-hauteur sur le stipe). Les teneurs en monosaccharides se répartissent de façon homogène de l'écorce au cœur. En contraste, la teneur en saccharose croît significativement de la périphérie vers le cœur. L'amidon est à l'état de traces dans l'écorce. Toujours à des teneurs qui restent faibles, il s'accumule significativement dans la zone médiane et au cœur du stipe.

Tableau 3-2 - Variabilité radiale des teneurs en glucides (mg g⁻¹) dans le stipe à mi-hauteur. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 11 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Zone radiale de prélèvement				Seuil
	'écorce'	extérieure	milieu	'cœur'	
Monosaccharides	4,5 (0,9)	2,9 (1,3)	5,6 (1,9)	7,8 (5,4)	ns
Saccharose	58,1 (4,7) d	85,3 (7,2) c	133,7 (4,6) b	162,5 (10,4) a	***
Amidon	1,5 (0,8) b	3,2 (1,0) ab	15,3 (7,9) a	27,8 (18,7) a	**

En résumé, dans le stipe, le saccharose est le glucide dominant ; il représente toujours plus de 80% des glucides totaux, quelles que soient la hauteur de prélèvement et les zones considérées. Les monosaccharides (glucose + fructose) représentent moins de 10 % des glucides totaux. L'amidon se retrouve à des teneurs faibles, représentant, en général, moins de 5% des glucides totaux. La zone du stipe de plus forte accumulation est la zone du 'cœur' sous apicale.

Les racines

Le tableau 3-3 illustre la répartition des teneurs en glucides dans le système racinaire en fonction de leur ordre de ramification (R1, R2, R3) et des compartiments qui les constituent, la zone 1 sous apicale et la zone 2 différenciée et lignifiée. Les glucides solubles sont, là aussi, majoritaires dans tous les compartiments racinaires, représentant l'essentiel des glucides totaux (99%). Mis à part dans la zone 1 (sous méristématique) des racines R1, les teneurs en glucides dans les racines restent inférieures à celles du stipe et des feuilles. Plus les racines sont fines, moins elles accumulent de glucides. En revanche sur les racines R1, la zone 1 (sous apicale) représente une zone d'accumulation importante en monosaccharides, notamment sur les racines R1, la zone 2 plutôt en saccharose. Il est probable que dans la zone 1, les monosaccharides soient accumulés puis consommés localement pour la croissance et la respiration racinaire et ne représentent pas une forme de stockage en soi. L'amidon reste toujours à l'état de traces.

Tableau 3-3 - Variabilité des teneurs moyennes en glucides (mg g⁻¹) entre les différents ordres de ramification et les différentes zones de prélèvement du système racinaire. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 12 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	R1		R2		R3	Seuil
	Zone 1	Zone 2	Zone 1	Zone 2		
Monosaccharides	74,6 (16,1) a	5,0 (1,1) d	17,5 (3,8) b	4,4 (1,0) e	5,2 (1,2) c	***
Saccharose	33,1 (8,7) b	37,1 (9,7) a	12,6 (3,1) d	21,0 (5,9) c	4,7 (1,3) e	*
Amidon	0,5 (0,2) a	0,1 (0,0) e	0,4 (0,1) b	0,1 (0,1) d	0,3 (0,1) c	***

Les feuilles

Le tableau 3-4 présente la variabilité des teneurs en glucides le long du pétiole et du rachis et les teneurs moyennes en glucides dans les folioles en position médiane sur le rachis. Tous rangs de feuilles confondus, ces résultats ont vocation à décrire une feuille moyenne. Les monosaccharides sont plus abondants dans les feuilles que dans le stipe et en particulier dans les pétioles. Leur répartition,

homogène dans le pétiole, est très homogène dans le rachis. Mis à part à la base du pétiole, les teneurs en saccharose, glucide toujours le plus abondant, sont d'autant plus élevées que l'on s'éloigne de l'organe source (la foliole). L'amidon, toujours à des teneurs très faibles, se répartit de la même façon que le saccharose.

Tableau 3-4 - Variabilité des teneurs en glucides (mg g^{-1}) en fonction des différentes zones de prélèvement sur le pétiole et le rachis de la feuille et sur les folioles médianes. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 12 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif ($0,05 > p > 0,01$) ; ** = très significatif ($0,01 > p > 0,001$) ; *** = hautement significatif ($0,001 > p$)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Pétiole				Rachis			Foliole
	base	milieu	extrémité	Seuil	milieu	extrémité	Seuil	milieu
Monosaccharides	32,2 (3,2) ab	34,1 (3,4) a	28,9 (2,9) b	*	14,6 (1,5) a	14,3 (1,5) a	ns	17,8 (4,4)
Saccharose	67,9 (6,1) b	90,3 (8,1) a	98,8 (8,8) a	***	68,1 (4,9) a	37,8 (2,8) b	***	27,9 (2,8)
Amidon	0,9 (1,1) c	1,9 (0,3) b	3,2 (0,4) a	***	4,3 (0,5) a	2,5 (0,3) b	***	3,4 (0,6)

La figure 3-1 illustre la variabilité de la teneur en saccharose en fonction de la position (ou rang) des feuilles dans la couronne. La teneur moyenne en saccharose dans les folioles et le rachis est stable quel que soit le rang de la feuille. Dans le pétiole, la teneur en saccharose est maximale sur la feuille de rang 9, minimale sur une feuille âgée de rang 29 sur laquelle le régime a été récolté. Ces évolutions sont probablement à mettre en relation avec le développement du régime qu'elle axile et sa force de puits lié à son stade de développement. Nous émettrons l'hypothèse qu'avant la nouaison de l'inflorescence, sur une feuille de rang 9, les importations de saccharose (en provenance des folioles) dans le pétiole sont supérieures aux exportations vers l'inflorescence. Ensuite, dès que le régime commence sa croissance, l'inverse a tendance à se produire.

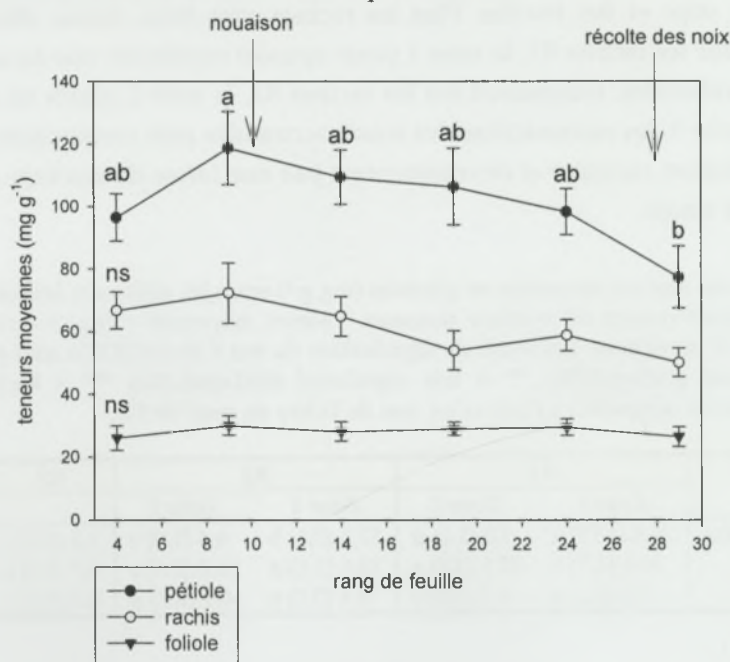


Figure 3-1 - Variabilité de la teneur du saccharose (mg g^{-1}) dans les trois compartiments des feuilles en fonction de leur position (ou rang) dans la couronne. Les barres verticales représentent l'erreur standard de la moyenne (s.e.) pour 12 répétitions.

En résumé, chez un cocotier adulte en conditions optimales d'alimentation hydrique, les glucides solubles (monosaccharides + saccharose) dominent dans tous les compartiments végétatifs de la plante. Le saccharose est le glucide le plus représenté dans le stipe et les feuilles, laissant penser qu'il ne s'agit pas seulement d'un glucide de transport mais également, dans notre cas d'un glucide de réserve. Les monosaccharides s'accumulent dans les pétioles des feuilles et les zones sous apicales des racines, dans les deux cas, proches des points de croissance. L'amidon est, en règle générale, plus rare, localisé, principalement, dans la zone sous apicale du stipe.

3.2.2- Variabilité temporelle des teneurs en glucides au sein de la plante

En premier examen, sur les témoins, nous n'avons pas observé d'effet de la date de prélèvement sur la répartition des glucides décrite précédemment. Celle-ci a donc un caractère structurel et non conjoncturel.

Variations dans le temps

Le tableau 3-5 présente, au sein du *stipe*, la variabilité temporelle des teneurs en glucides². La teneur en saccharose dans le stipe est plus élevée en mars 2002 et 2003 qu'en début d'expérience (octobre 2001). Les monosaccharides ont une teneur moyenne plus élevée en début d'expérience que par la suite. La teneur en amidon est plus élevée en mars 2002 qu'en début et fin d'expérience.

Tableau 3-5 - Variabilité des teneurs en glucides (mg g⁻¹) dans le stipe en fonction de la campagne de prélèvement. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001) ; *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Octobre 2001	Mars 2002	Octobre 2002	Mars 2003	Seuil
<i>Monosaccharides</i>	7,4 (1,7) a	5,0 (1,3) ab	4,5 (0,9) b	4,7 (0,6) b	**
<i>Saccharose</i>	79,8 (3,7) b	115,5 (3,9) a	85,5 (2,8) ab	117,1 (8,2) a	**
<i>Amidon</i>	6,5 (3,1) b	15,0 (1,1) a	13,8 (7,8) ab	3,3 (1,6) b	**

Dans la *couronne foliaire*, l'évolution des teneurs en glucides au sein du pétiole, du rachis et des folioles est présentée dans le tableau 3-6. Les teneurs en saccharose évoluent significativement dans les rachis et dans les folioles, pas dans les pétioles, à des teneurs plus élevées en mars dans les rachis et de mars 2002 à mars 2003 dans les folioles. Les teneurs en monosaccharides sont plus élevées en début d'expérience dans les pétioles et les rachis comme sur le stipe, à nouveau en mars 2003 dans les pétioles et en octobre 2002 dans les folioles. La teneur en amidon n'évolue pas au cours du temps.

² Sur le stipe, ces teneurs sont des teneurs moyennes pondérées par la biomasse des différentes zones radiales aux différentes hauteurs de prélèvement.

Tableau 3-6 - Variabilité des teneurs (mg g⁻¹) en glucides dans les trois compartiments qui composent une couronne foliaire, les pétioles, les rachis et les folioles en fonction des campagnes de prélèvement. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001) ; *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Octobre 2001	Mars 2002	Octobre 2002	Mars 2003	Seuil
PÉTIOLE					
Monosaccharides	51,7 (5,0) a	23,0 (3,4) b	30,8 (2,5) ab	41,5 (8,6) a	**
Saccharose	74,2 (6,7)	121,7 (14,8)	77,1 (7,2)	97,3 (14,6)	ns
Amidon	2,7 (0,4)	2,8 (0,5)	2,2 (0,1)	2,8 (0,2)	ns
RACHIS					
Monosaccharides	34,6 (4,0) a	13,2 (1,5) c	25,0 (3,9) ab	18,7 (5,1) b	***
Saccharose	50,4 (1,8) ab	67,8 (7,7) a	42,5 (3,6) b	64,0 (3,5) a	**
Amidon	4,5 (0,8)	5,8 (1,4)	4,1 (0,3)	5,0 (0,3)	ns
FOLIOLE					
Monosaccharides	37,5 (2,7) ab	34,4 (2,3) ab	57,9 (7,8) a	22,7 (2,7) b	***
Saccharose	2,8 (0,3) b	30,0 (2,9) a	23,5 (3,5) a	28,3 (1,0) a	***
Amidon	2,9 (0,2)	8,6 (1,5)	7,3 (0,5)	4,0 (0,2)	ns

Enfin, le tableau 3-7 présente la variabilité temporelle des glucides au sein du compartiment racinaire. La teneur en saccharose, faible en début d'expérience, augmente ensuite significativement. Les teneurs en monosaccharides et en amidon n'évoluent pas sur notre période d'observation.

Tableau 3-7 - Variabilité saisonnière des teneurs en glucides (mg g⁻¹) dans les racines. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001) ; *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Octobre 2001	Mars 2002	Octobre 2002	Mars 2003	Seuil
Monosaccharides	11,3 (0,7)	15,9 (1,9)	18,3 (4,9)	19,1 (1,1)	ns
Saccharose	16,5 (4,0) b	51,4 (7,3) a	55,0 (6,6) a	40,4 (10,3) ab	**
Amidon	0,3 (0,1)	0,2 (0,0)	0,5 (0,1)	0,4 (0,1)	ns

En résumé, dans le stipe et les feuilles, la teneur en monosaccharides est plus élevée en début d'expérience, moins élevée par la suite. L'inverse s'observe pour le saccharose. Cette évolution serait à mettre en relation avec l'état phytosanitaire des arbres, peu satisfaisant en début d'expérience, puis qui s'améliore ensuite.

Effet saisonnier

Afin de tenter de faire ressortir un contraste entre saisons humide et sèche, les données d'octobre (saison sèche) ont été regroupées entre elles, et celles de mars (saison humide) entre elles, sur le stipe et les compartiments foliaires. Les résultats statistiques obtenus sont énoncés dans le tableau 3-8.

Quel que soit le compartiment considéré, la teneur en monosaccharides est significativement plus élevée en saison sèche (saison de plus faible production en fruits) qu'en saison humide. L'inverse s'observe pour le saccharose. La teneur en amidon n'évolue pas en fonction des saisons.

Tableau 3-8 - Contraste saisonnier entre saisons sèche et humide sur les teneurs en glucides (mg g^{-1}), dans le stipe et les trois compartiments qui composent une couronne foliaire, les pétioles, les rachis et les folioles. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif ($0,05 > p > 0,01$) ; ** = très significatif ($0,01 > p > 0,001$) ; *** = hautement significatif ($0,001 > p$)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

Saison	Sèche	Humide	Seuil
STIPE			
Monosaccharides	6,0 (0,7) a	3,9 (0,5) b	*
Saccharose	87,0 (2,8) b	108,6 (4,4) a	***
Amidon	16,1 (4,6)	10,9 (2,3)	ns
PÉTIOLE			
Monosaccharides	43,3 (2,9) a	27,5 (3,2) b	***
Saccharose	85,3 (6,0) b	116,2 (7,4) a	**
Amidon	3,4 (0,5)	3,3 (0,2)	ns
RACHIS			
Monosaccharides	29,7 (2,0) a	14,6 (2,3) b	***
Saccharose	52,5 (3,1) b	67,5 (3,5) a	**
Amidon	4,6 (0,3)	5,1 (0,4)	ns
FOLIOLE			
Monosaccharides	43,0 (3,0) a	22,5 (2,3) b	***
Saccharose	11,1 (2,4) b	32,6 (2,3) a	***
Amidon	4,8 (0,5)	6,1 (0,6)	ns

En résumé, les teneurs en saccharose au sein de la plante semblent plus élevées en saison humide, période habituellement de forte production en fruits sur notre site d'étude. Les teneurs en monosaccharides sont corrélées négativement avec les teneurs en saccharose. Leurs ordres de grandeur notamment sur le stipe ne sont, cependant, pas comparables.

3.2.3- Charge en fruits et répartition de la biomasse

Le tableau 3-9 présente sur les témoins la variabilité temporelle de la charge en fruits des arbres et des biomasses sèches sur pied des principaux compartiments végétatifs (le stipe, les feuilles et les racines) ainsi que celle du compartiment fructifère, en séparant les fruits ou noix et les rafles (pédoncles + épillets) des régimes.

Répartition

Le stipe (partie aérienne + souche) est le compartiment le plus imposant, avec 38% de la biomasse totale. La couronne foliaire et le système racinaire contribuent au total pour, respectivement, 25% et 22% de la biomasse totale. La variabilité inter arbre du compartiment racinaire est importante (c.v. = 34%) comparée à celles observées pour le stipe et la couronne foliaire. Enfin la biomasse sur pied du compartiment fructifère (noix+rafles) avec 13% de la biomasse totale, est le compartiment en masse le moins important. La biomasse sur pied de ce compartiment est variable d'un arbre à un autre (c.v. = 30%). Les 2% restants représentent la part relative du 'cœur' ou méristème caulinaire.

Tableau 3-9 - Variabilité de la charge en fruits (nombre total de fruits portés par arbre) et des biomasses sèches moyennes sur pied (kg arbre⁻¹) des compartiments végétatifs et fructifères selon les campagnes d'abattage sur le témoin. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 4 à 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Octobre 2001	Mars 2002	Octobre 2002	Mars 2003	Seuil	Moy. gén.
<i>Charge en fruits</i>	200,5 (18,1) ab	166,0 (13,3) b	196,8 (18,4) b	382,0 (78,7) a	*	236 (29)
<i>Biomasse Noix</i>	44,0 (3,7) ab	25,0 (2,0) b	38,7 (4,0) ab	54,6 (9,0) a	*	40,6 (3,8)
<i>Biomasse Rafles</i>	14,7 (1,2)	11,6 (0,6)	16,6 (1,4)	15,4 (2,5)	ns	14,6 (0,9)
<i>Biomasse Feuille</i>	88,7 (1,7)	94,5 (3,0)	89,4 (4,7)	103,9 (7,1)	ns	92,5 (2,5)
<i>Biomasse Stipe</i>	124,4 (2,7)	133,3 (10,5)	149,0 (12,2)	157,3 (9,7)	ns	138,2 (5,0)
<i>Biomasse Racine</i>	81,3 (7,7)	75,7 (4,9)	100,6 (17,4)	78,0 (13,9)	ns	83,9 (6,3)
<i>Biomasse totale</i>	361,4 (9,6) b	350,5 (12,7) b	394,4 (15,7) ab	409,1 (13,9) a	*	378,8 (8,9)

Tableau 3-10 - Variabilité des quantités moyennes (g arbre⁻¹) de glucides par compartiment selon les campagnes d'abattage sur le témoin. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 4 à 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Octobre 2001	Mars 2002	Octobre 2002	Mars 2003	Seuil	Moy. gén.
FEUILLES						
<i>Monosaccharides</i>	3578 (257) a	1491 (43) b	2199 (364) ab	2863 (520) ab	*	2508 (260)
<i>Saccharose</i>	3147 (211) b	6261 (516) a	3955 (167) b	5792 (176) a	***	4789 (358)
<i>Amidon</i>	285 (26)	356 (65)	275 (27)	368 (13)	ns	318 (17)
<i>Glucides totaux</i>	7010 (353) ab	8014 (722) ab	6428 (533) b	9023 (436) a	*	7614 (329)
STIPE						
<i>Monosaccharides</i>	1003 (140)	586 (203)	915 (294)	675 (69)	ns	735 (78)
<i>Saccharose</i>	9878 (748) b	15316 (1190) ab	13996 (2889) ab	16684 (1322) a	*	13771 (1038)
<i>Amidon</i>	829 (399)	2006 (299)	2159 (1385)	480 (205)	ns	1326 (402)
<i>Glucides totaux</i>	12813 (1412)	16351 (2871)	15199 (2637)	18988 (2018)	ns	15804 (1164)
RACINES						
<i>Monosaccharides</i>	910 (131)	1232 (317)	1851 (523)	1522 (337)	ns	1378 (175)
<i>Saccharose</i>	1433 (463) b	3274 (190) ab	5445 (893) a	3087 (810) ab	*	3460 (491)
<i>Amidon</i>	25 (9) b	13 (2) ab	51 (10) a	32 (7) ab	*	30 (5)
<i>Glucides totaux</i>	2369 (600) b	4519 (200) ab	7347 (1407) a	4644 (1058) ab	*	4869 (633)
ARBRE ENTIER						
<i>Monosaccharides</i>	5491 (361)	3309 (478)	4964 (584)	5060 (554)	ns	4738 (290)
<i>Saccharose</i>	14459 (1033) b	24757 (942) a	23396 (2890) a	25566 (906) a	**	21755 (1390)
<i>Amidon</i>	1137 (418)	2374 (274)	1576 (497)	769 (121)	ns	1676 (404)
<i>Glucides totaux</i>	21087 (1468) b	30441 (1360) ab	29906 (3852) ab	31493 (1137) a	*	28129 (1462)

Variations dans le temps

La biomasse relative des compartiments foliaires et racinaires n'évolue pas au cours du temps, celle du stipe peu. En revanche, le compartiment fructifère apparaît comme un compartiment plus variable. La charge en fruits et leur biomasse totale sont plus élevées en mars 2003 qu'en mars 2002, illustrant des fluctuations inter annuelles importantes de ce compartiment.

3.2.4 - Quantités de glucides à l'échelle de la plante et du peuplement

Le tableau 3-10 présente les quantités moyennes en glucides stockés dans chacun des compartiments végétatifs de la plante, en fonction des campagnes d'abattage. Ceci nous permet de dresser finalement un bilan à l'échelle de l'arbre entier.

Répartition

Le stipe avec, en moyenne, 16 kg par plant de glucides totaux accumulés (2,6 t par ha à l'échelle du peuplement) est le compartiment de stockage le plus important. Il contient plus de la moitié des glucides totaux stockés par un cocotier. Les réserves stockées par la couronne représentent 27% de la réserve totale, celles du système racinaire 17%.

Le tableau 3-11 présente la répartition qualitative du pool de glucides dans la plante associée à sa variabilité inter plante et temporelle. Le pool de saccharose est le pool dominant, suivi des monosaccharides et de l'amidon. Le pool le plus variable entre plant et au cours du temps est le pool en amidon.

Tableau 3-11 – Variabilité (c.v. ; (%)) moyenne inter cocotier et au cours du temps de la répartition qualitative des glucides (%) au sein des différents compartiments

	Pool (%)	Variabilité inter cocotier	Variabilité inter saison
Monosaccharides	17	25	20
Saccharose	77	26	23
Amidon	6	62	47

Variations dans le temps

Le tableau 3-10 permet, sur les témoins, de suivre l'évolution au cours du temps des niveaux des pools de réserves par compartiments et à l'échelle de l'arbre entier.

A l'échelle de la plante entière, le pool de glucides totaux, en particulier de saccharose, est significativement plus bas en début d'expérience puis augmente significativement et tend ensuite à se stabiliser entre mars 2002 et mars 2003. Sur cette deuxième période, la distribution du pool de saccharose bien que stable varie entre les compartiments foliaire et racinaire. Il est plus élevé en mars sur la couronne foliaire que sur le système racinaire et, à l'inverse, en octobre. Ces observations pourraient traduire des mouvements de saccharose entre compartiments, signes de demandes plus ou moins intenses en des points précis et qui évoluent au cours du temps. Le pool de monosaccharides diminue significativement sur le compartiment foliaire entre le début de notre expérience et mars 2002. Il est stable sur les deux autres compartiments végétatifs durant notre période d'observation. Le

pool d'amidon ne varie au cours du temps que dans le compartiment racinaire, il y est à son niveau le plus élevé en octobre 2002.

Effet saisonnier

Comme pour les teneurs en glucides, afin de tenter de faire ressortir l'effet saisonnier, les données des mois d'octobre (saison sèche) et celles des mois de mars (saison humide) ont été regroupées entre elles sur le stipe d'une part et le compartiment foliaire d'autre part sur les témoins. Les résultats statistiques obtenus sont énoncés dans le tableau 3-12. Le pool de saccharose est significativement plus important en mars, en saison humide et chaude, période habituellement de plus forte production, sur le stipe et la couronne ; le pool d'amidon suit également la même tendance mais exclusivement sur la couronne foliaire.

Tableau 3-12 - Contraste saisonnier entre saisons sèche et humide pour les quantités moyennes (g) de glucides pour le stipe et le compartiment foliaire. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 8 à 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif ($0,05 > p > 0,01$) ; ** = très significatif ($0,01 > p > 0,001$) ; *** = hautement significatif ($0,001 > p$)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

Saison	Sèche	Humide	Seuil
STIPE			
Monosaccharides	788 (134)	674 (72)	ns
Saccharose	11170 (864) b	16743 (1278) a	**
Amidon	1494 (713)	1134 (346)	ns
Glucides totaux	14006 (1456)	17858 (1620)	ns
COURONNE			
Monosaccharides	2888 (332)	2127 (371)	ns
Saccharose	3551 (197) b	6026 (267) a	***
Amidon	280 (17) b	355 (23) a	*
Glucides totaux	6719 (316) b	8508 (368) a	**

En résumé, à l'échelle de l'arbre entier, en début d'expérience, les niveaux en réserves sont bas, notamment celui en saccharose. Le pool de glucides totaux augmente, ensuite, significativement et se maintient jusqu'à la fin de notre expérience. Il passe de 22 kg par plant (3,5 t par ha) à 30 kg par plant (4,8 t par ha). A cette situation, se superpose un effet « saison ». Pendant la saison humide, le pool de saccharose est en général plus élevé dans le stipe et la couronne foliaire, le pool d'amidon dans la couronne foliaire. Les niveaux des monosaccharides semblent être indépendants de la saison.

3.2.5- Effet de l'ablation de racines

Distribution des teneurs en glucides

Un examen préalable des résultats montre que, quel que soit le compartiment considéré (stipe, pétiole, rachis, foliole et racines), le traitement appliqué ne modifie pas la répartition topologique des glucides définie au § 3.2.1-.

Le STIPE

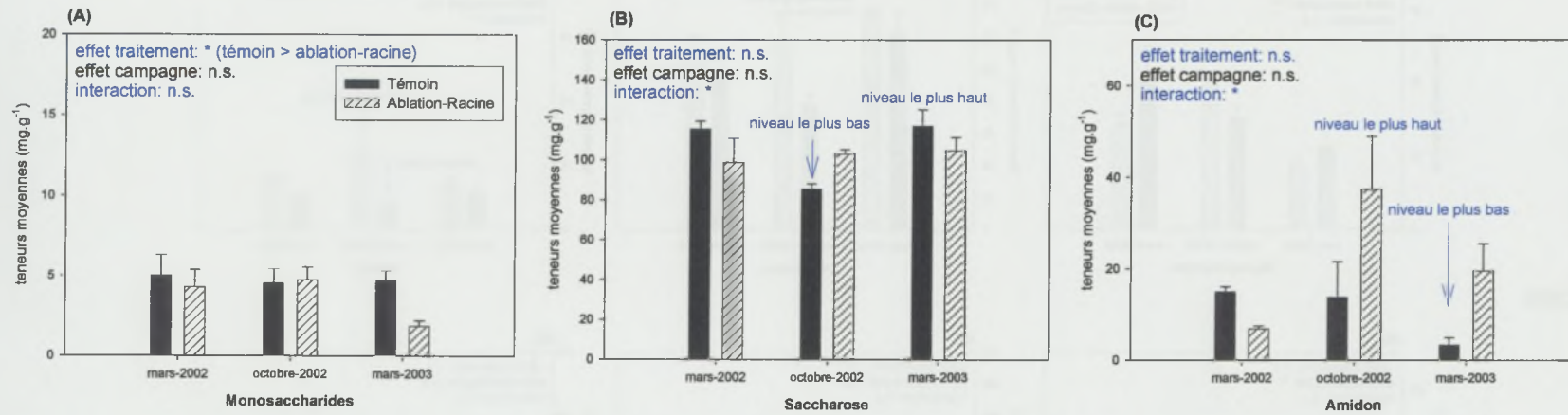


Figure 3-2 - Évolution saisonnière des teneurs en glucides dans le stipe en fonction des traitements appliqués

(A) Monosaccharides (B) Saccharose (C) Amidon

Les RACINES

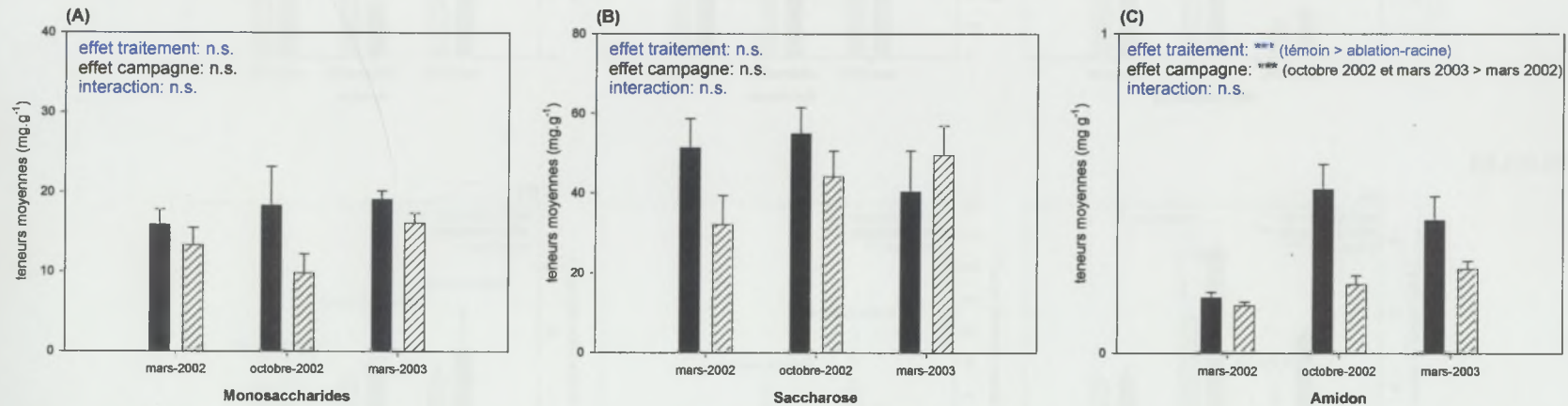
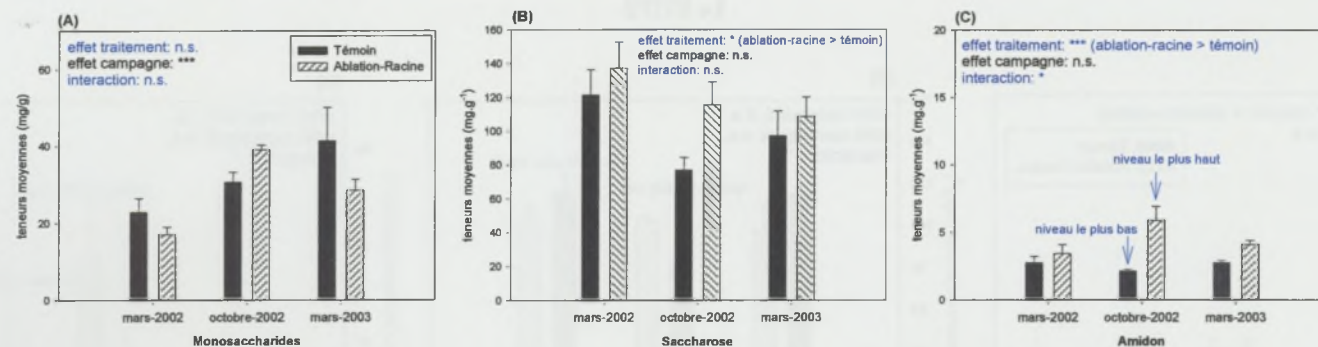


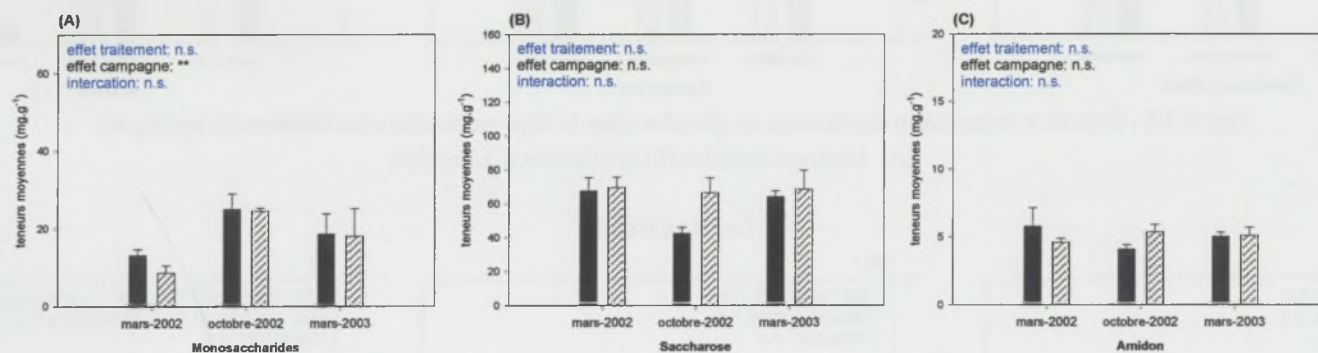
Figure 3-3 - Évolution saisonnière des teneurs en glucides dans le système racinaire en fonction des deux traitements appliqués et de la nature des glucides

(A) Monosaccharides (B) Saccharose (C) Amidon

(I) Les PETIOLES



(II) Les RACHIS



(III) Les FOLIOLES

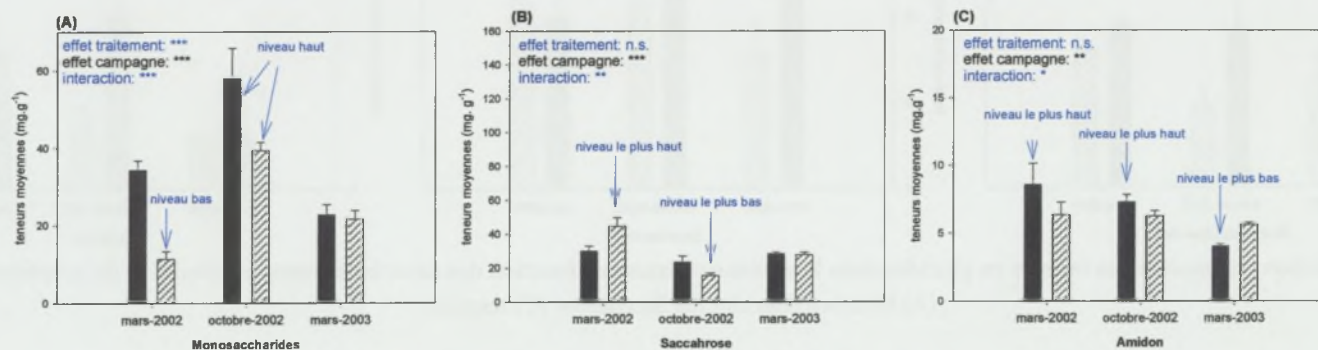


Figure 3-4 - Évolution saisonnière des teneurs en glucides dans les différents compartiments d'une couronne foliaire en fonction des deux traitements appliqués.

Les figures 3-2, 3-3 et 3-4 illustrent dans le détail l'évolution des glucides respectivement dans les différents compartiments végétatifs de la plante en fonction du traitement appliqué et des dates de prélèvement.

Sur le *stipe*, la comparaison statistique des deux traitements au fil du temps montre qu'il n'y a aucun effet de l'ablation des racines sur la teneur en saccharose (figure 3-2 (B)). Globalement la teneur en monosaccharides est moins élevée sur ce traitement tout au long de notre période d'observation (figure 3-2 (A)). Il y a davantage d'amidon dans le stipe 12 mois après l'application du traitement (figure 3-2 (C)).

Sur le *système racinaire*, l'application du traitement 'ABLATION-RACINE' n'a aucun effet significatif sur les teneurs en monosaccharides et en saccharose (figure 3-3 (A) et (B)). Il y a moins d'amidon sur ce traitement que sur le témoin.

Sur les *différents compartiments des feuilles* (figure 3-4 I, II et III), on note un effet du traitement sur les teneurs en glucides dans les pétioles et les folioles, aucun sur celles des rachis.

Dans les pétioles, cela se traduit par une teneur plus élevée en saccharose quelle que soit la date d'observation et une teneur en amidon plus élevée, 12 mois après l'application du traitement.

Dans les folioles, il y a moins de monosaccharides et davantage de saccharose sur ce traitement 6 mois après sa mise en place. Par la suite, la teneur en monosaccharides devient comparable à celle des témoins et suit la même évolution temporelle.

Charge en fruits et répartition de la biomasse

Le tableau 3-13 permet, de comparer le traitement 'ABLATION-RACINE' aux témoins au cours du temps. Le traitement appliqué a un effet dépressif sur le nombre de fruits portés par les cocotiers. L'interaction « campagne × traitement » est significative. En mars 2003 soit 18 mois après le début de l'ablation de racines, la charge en fruits, avec 182 fruits en moyenne portés par un arbre, est réduite de moitié par rapport au témoin (382 fruits portés). En revanche, l'ablation de racines reste sans effet significatif sur les biomasses des compartiments végétatifs.

Tableau 3-13 - Variabilité de la charge en fruits (nombre total de fruits portés par arbre) et des biomasses sèches moyennes sur pied (kg arbre⁻¹) des compartiments végétatifs et fructifères selon les traitements. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 4 à 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001) ; *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Traitement			Interaction
	Témoin	Ablation-Racine	Seuil	Seuil
Charge en nombre de fruits	236 (29)	178 (12)	*	*
Biomasse Noix	40,6 (3,8)	35,0 (3,3)	ns	ns
Biomasse Rafles	14,6 (0,9)	12,7 (0,7)	ns	ns
Biomasse Feuille	92,5 (2,5)	83,9 (4,4)	ns	ns
Biomasse Stipe	138,2 (5,0)	132,0 (4,6)	ns	ns
Biomasse Racine	83,9 (6,3)	48,9 (5,9)	*** (1)	ns
Biomasse totale	378,8 (8,9)	308,0 (12,5)	*** (2)	ns

(1) mélange du traitement témoin et du traitement Ablation-Racine dont la biomasse est divisée par 2 d'où un effet saison et traitement important.

(2) cette différence est à mettre sur le compte de la biomasse racinaire très inférieure sur le traitement 'Ablation-Racine'

Quantités de glucides

Le tableau 3-14 permet de comparer les quantités moyennes de glucides stockés lors d'une ablation de racines aux témoins et leur évolution au cours du temps (interaction « traitement × campagne »). Douze mois après la mise en place du traitement et conformément à l'augmentation de la teneur en amidon constatée alors, il y a d'avantage d'amidon dans le stipe.

Il existe en apparence un effet du traitement sur le compartiment racinaire. Celui-ci, en fait, résulte d'un artefact lié à notre mode de calcul (division par deux de la biomasse totale du compartiment racinaire donc à peu près deux fois moins de glucides sur ce traitement).

Tableau 3-14 - Variabilité des quantités moyennes (g arbre⁻¹) de glucides par compartiment selon le traitement appliqué. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 4 à 16 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001) ; *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Traitement			Interaction
	Témoin	Ablation-Racine	Seuil	Seuil
FEUILLES				
Monosaccharides	2508 (260)	2234 (273)	ns	ns
Saccharose	4789 (358)	4623 (416)	ns	ns
Amidon	318 (17)	373 (26)	ns	ns
Glucides totaux	7614 (329)	7230 (410)	ns	ns
STIPE				
Monosaccharides	735 (78)	581 (83)	ns	ns
Saccharose	13771 (1038)	12680 (602)	ns	ns
Amidon	1326 (402) b	2360,9 (585) a	*	*
Glucides totaux	15804 (1164)	15899 (934)	ns	ns
RACINES				
Monosaccharides	1378 (175) a	579 (63) b	***	ns
Saccharose	3460 (491) a	1530 (171) b	***	*
Amidon	30 (5) a	12 (3) b	***	*
Glucides totaux	4869 (633) a	2120 (193) b	***	*
ARBRE ENTIER				
Monosaccharides	4738 (290) a	3417 (367) b	***	*
Saccharose	21755 (1390) a	18831 (930) b	**	ns
Amidon	1676 (404)	2746 (587)	*	**
Glucides totaux	28129 (1462) a	25248 (1046) b	*	*

En résumé, la teneur et la quantité en saccharose dans le stipe restent comparables au témoin. Il y a une accumulation passagère d'amidon dans le stipe 12 mois après la mise en place du traitement, que l'on constate également dans les pétioles des feuilles au même moment. Dans ce compartiment en particulier, le saccharose est à un niveau plus élevé pendant toute la durée de notre expérience. Ce traitement a d'autre part un effet dépressif sur le nombre de fruits portés, visible seulement 18 mois après l'application du traitement, en fin d'expérience. Il n'affecte pas la répartition de la biomasse dans les différents compartiments.

3.3- DISCUSSION

Nature des glucides stockés et répartition au sein de la plante

Les glucides les plus rencontrés dans les différents compartiments végétatifs d'un cocotier adulte sont des glucides solubles. Leurs teneurs (sur une base sèche) dépassent les 300 mg g⁻¹ dans certains tissus du stipe et restent élevées dans tous les tissus végétatifs à l'exception des folioles et des racines. Sur le palmier à huile, on trouve une teneur en glucides solubles comparable dans la zone sous-apicale du stipe (285 mg g⁻¹ ; Henson *et al.*, 1999).

Parmi les glucides solubles, le saccharose, sucre de transport des glucides chez la plupart des plantes, représente le sucre prépondérant chez le cocotier, présent en particulier à des teneurs très élevées dans tous les compartiments du stipe. A ce titre, il représente aussi la principale forme de stockage chez cette plante. D'autres monocotylédones comme la canne à sucre (Wardlaw, 1990 ; Komor, 2000) et le palmier à huile (Henson *et al.*, 1998 ; 1999) stockent principalement du saccharose dans leurs tissus végétatifs ; c'est le cas également de dicotylédones telles que la betterave à sucre (Getz, 2000), et d'espèces ligneuses telles que certains pins (Bory et Clair-Maczulajtys, 1988). Ce disaccharide représente un réservoir biologique important pour le glucose et le fructose. Cette forme de stockage, par ailleurs très mobile, nous semblerait, en premier examen, bien adaptée à la biologie du cocotier où croissance et production se déroulent de manière continue dans le temps. Par ailleurs, le cocotier est une plante côtière soumise à des catastrophes naturelles parfois fréquentes (inondations, raz de marée, cyclones). Des stress salins et des défoliations partielles ou, cas extrêmes, complètes peuvent ponctuer la vie d'un cocotier. Le saccharose, à des teneurs élevées dans tous les compartiments végétatifs, pourrait également jouer un rôle important dans la régulation osmotique.

Dans la grande majorité des tissus du cocotier, les teneurs en amidon restent toujours moins élevées que celles en glucides solubles. C'est sur le stipe que la présence d'amidon est la plus marquée, représentant jusqu'à 24% des glucides totaux. Celle-ci reste, néanmoins, variable et localisée surtout à la zone sous apicale. Même dans de tels cas, les quantités en amidon restent inférieures à celles en glucides solubles sur le stipe et dans la plante entière. Contrairement à la majorité des plantes supérieures (Glerum, 1980 ; Kozłowski, 1992), l'amidon ne représente donc pas, en quantité, une forme majeure de stockage des glucides chez le cocotier. Ces premières observations permettent, cependant, d'infirmer les dires de Riejne (1948, cité par Van Die (1974)), déniaient toute présence d'amidon chez cette plante. Chez *Pinus radiata*, de faibles quantités en amidon sont associées à la croissance continue dans l'hémisphère sud de cette espèce (Cranswick *et al.*, 1987).

Les teneurs en glucides restent généralement élevées sur tout le volume du stipe indiquant que celui-ci, dans son ensemble, a une fonction de stockage que nous qualifierons de permanente compte tenu de sa pérennité (Haddad *et al.*, 1994). La couronne participe également à cette fonction, et, dans une moindre mesure, le système racinaire.

La répartition du saccharose se fait selon différents gradients topologiques. Dans le stipe, sa teneur augmente selon un axe longitudinal - de la souche (partie enterrée du stipe) vers son extrémité, dans la zone sous apicale. Chez les arbres ligneux tempérés, les distributions peuvent différer de manière radicale. Ainsi chez les platanes non taillés, les réserves s'accumulent à la base du tronc (Bory *et al.*, 1992 ; Haddad *et al.*, 1995). Il est possible que chez ces espèces soumises à de fortes variations de

température inter saisonnières, les réserves soient plutôt stockées au voisinage du sol au niveau duquel les variations de températures sont tamponnées. En revanche chez le cocotier, espèce tropicale, les réserves s'accumulent plutôt près des organes sources mais aussi au voisinage des points de croissance, le méristème caulinaire et les fruits en cours de remplissage.

Les teneurs en glucides évoluent également radialement selon un gradient croissant, de la périphérie du stipe vers son centre. Là aussi chez d'autres espèces, ces gradients peuvent être radicalement différents. Cette répartition est très souvent spécifique et est fortement liée à l'anatomie des sites de stockage; pour le cocotier, dont toute la section de stipe est vivante, les glucides sont stockés dans un parenchyme à petites cellules, dans lequel sont noyés des faisceaux libéro-ligneux primaires et des amas de fibres, dont la densité décroît selon un axe centripète (Croisetu, 2003). Chez le pin sylvestre, les teneurs les plus élevées, notamment en saccharose, se retrouvent à la périphérie dans le bois de sève au voisinage des tissus cambiaux (Saranpää et Höll, 1989 ; Fischer et Höll, 1992). La nature des tissus de stockage n'est, en revanche, pas spécifique au cocotier: dans la plupart des plantes ligneuses, les principaux tissus de stockage sont les rayons du parenchyme qui forment un système non spécialisé et continu à travers les branches, les tiges et les racines de structure (Cannell et Dewar, 1994).

Sur la couronne foliaire et le système racinaire, des gradients topologiques s'observent également; les teneurs en glucides totaux diminuent progressivement vers les extrémités (vers les folioles dans les feuilles et la zone sous apicale pour les racines de types R1 et R2). Cependant, en ces points, les teneurs en monosaccharides sont plus élevées que dans les autres parties de la plante. Dans les folioles, organes 'sources', les monosaccharides sont le produit de base de la photosynthèse, ils peuvent être stockés temporairement sous forme d'amidon et/ou de saccharose puis transférés sous forme de saccharose dans la nuit. Dans les zones sous apicales des racines, il est probable que le glucose et le fructose soient destinés à une utilisation locale afin de satisfaire les demandes en croissance et en respiration de ce compartiment. Des variations des niveaux en monosaccharides pourraient permettre de détecter des périodes plus ou moins intenses de croissance sur ces compartiments.

En conclusion, le saccharose est, en quantité, le principal métabolite de réserve chez le cocotier ; le principal compartiment de stockage est le stipe, secondairement la couronne feuillée.

Importance quantitative du stock de réserves chez un cocotier

Dans nos conditions d'étude, le stock de réserves mobilisables représente 8% de la biomasse sèche totale d'un cocotier adulte. Cela est très supérieur à certains arbres forestiers tempérés (i.e. 2,8% chez des pins (Cranswick *et al.*, 1987)), mais reste très inférieur à des arbres fruitiers tempérés tels que le pommier dont les réserves représentent 20 à 35% du poids sec total de cette plante (Oliveira et Priestley, 1988). Dans le stipe, les réserves représentent 11 à 13% (de la biomasse totale sèche). Même si cela reste non négligeable, on est cependant bien loin des 50% de saccharose accumulées dans la tige de canne à sucre ou encore des 50 à 60 % de glucides stockés dans le tronc de pommiers (Wardlaw, 1990).

Connaissant les besoins en terme de croissance reproductive d'un cocotier dans nos conditions de culture, l'autonomie que représente son stock de réserves peut être évaluée. Pour un cocotier, 2,83

g de glucose sont nécessaires à la fabrication de 1 g de coprah. Ce coefficient tient compte des coûts énergétiques élevés liés à la production de lipides dans le coprah et aux coûts liés aux conversions et aux translocations de matière (Penning de Vries *et al.*, 1989). A l'échelle de la plante entière, la quantité de glucides totaux (monosaccharides + saccharose + amidon) stockées (entre mars 2002 et mars 2003) s'élève à 30 kg par plant. Ce stock permet théoriquement de produire 10,7 kg de coprah par plant soit 1,7 t de coprah par ha. La production moyenne sur notre site d'étude étant environ de 1,8 kg de coprah par plant et par mois, le stock de réserves d'un cocotier permettrait d'assurer ainsi 6 mois de production en coprah (sans tenir compte de fluctuations saisonnières). Afin d'élargir ces résultats aux demandes potentielles des puits végétatifs, la production journalière en matière sèche par unité de surface de sol (DM_{dplant}) peut être estimée à partir du rayonnement global journalier (S, en MJ/m²), de la fraction de rayonnement intercepté par la couronne (f), de l'efficacité d'utilisation du rayonnement global par la plante (e, en g/MJ) et du rapport 'biomasse sèche totale' (M_{dplant}) sur 'biomasse sèche aérienne' (M_{dag}) (Monteith, 1977) :

$$DM_{dplant} = 0,5 \times S \times f \times e \times (M_{dplant}/M_{dag})$$

Le calcul de 'e' ne tient pas compte de la biomasse sèche du système racinaire, les données étant rarement disponibles, 0,5 représente la part de rayonnement photosynthétiquement actif sur le rayonnement global.

Sachant que S, sur notre site d'étude est de 17 MJ/m², que f est estimé à 0,74 sur notre parcelle, que e est estimé à 0,8 g/MJ (Jayasekara *et al.*, 1996) et que le rapport (M_{dplant}/M_{dag}) est égal à 1,33 (issu du tableau 3-9), la production journalière en matière sèche total du peuplement serait de 6,7 g/m²/j ou 67 kg/ha/j. Sur une base annuelle de calcul, 24 t/ha/an sont produites. Ce résultat est comparable aux 28 t/ha/an obtenus par Rounsard *et al.* (2004) sur notre parcelle d'étude et à l'estimation faite par Chew and Ooi (1982) (cité par Corley (1983)) s'élevant à 24 t de matière sèche totale produite par ha et par an et une production en coprah de 2,5 t par ha.

A l'échelle de l'arbre, la production de biomasse sèche par arbre et par jour est égale à 67000 / 160 = 418,7 g. La quantité totale de réserves stockée par un cocotier (30000 g de glucides totaux stockés en moyenne) permettrait théoriquement d'assurer sa croissance pendant 50 jours. L'efficacité de conversion (des glucides en biomasse) est estimée à 0,7, cette valeur tenant compte des coûts liés à la croissance et aux respirations de maintenance et de croissance de la plante (Penning de Vries *et al.*, (1989)).

Les réserves mobilisables stockées par un cocotier adulte supposé à l'équilibre permettraient donc théoriquement d'alimenter pendant 1 à 2 mois sa croissance totale ou encore, pendant 6 mois, sa production en coprah. La taille de ce pool est donc non négligeable.

Impact de l'ablation de racines

L'objectif principal du traitement 'Ablation-Racine' était de limiter l'accès à l'eau et aux éléments minéraux et d'en suivre les conséquences sur la fonction de stockage. Nos résultats ont montré que bien que, sur le stipe, le pool de saccharose n'évolue pas, les teneurs en monosaccharides étaient plus faibles dans tous les compartiments de la plante, que la teneur en saccharose était plus élevée dans les pétioles et que surtout la teneur en amidon était plus élevée dans tous les compartiments de la plante, 12 mois après l'application du traitement et en particulier dans le stipe. Ce traitement se caractérise par moins de monosaccharides mais un maintien du niveau en réserves et transitoirement une accumulation de celles-ci dans le stipe ou en règle générale dans les pétioles. Une

baisse en monosaccharides est souvent associée à une diminution de la force des puits en croissance. Le seul signe perceptible au niveau des puits en croissance qui pourrait corroborer cela est la réduction de moitié du nombre de puits fructifères, 18 mois après la mise en place du traitement.

L'application de ce type de traitement peut avoir paradoxalement des conséquences éloignées des effets recherchés, en stimulant notamment la croissance de la partie du système racinaire laissée en place (C. Jourdan, CIRAD, comm. pers.) venant compenser à terme les besoins en eau de la plante. Il est de plus admis qu'une ablation de racines augmente généralement l'allocation d'assimilats vers cette croissance (Kozlowski, 1992 ; Cannell et Dewar, 1994). Nos résultats ne nous permettent pas de confirmer ou d'infirmer ces observations.

En conclusion, l'ablation d'une partie du système racinaire a un effet transitoire induisant une augmentation du pool d'amidon, 12 mois après l'application du traitement. Une régulation s'est opérée au niveau du compartiment fructifère indiquant, d'une part, que celui-ci est un compartiment relativement plastique par rapport aux compartiments végétatifs, que, d'autre part, l'ablation régulière d'une partie du système racinaire pourrait s'être traduite par l'émission d'un signal (hormonal) au compartiment fructifère, compartiment a priori le plus consommateur en énergie.

Rôle des réserves carbonées chez un cocotier en fonction de leur nature : faits et hypothèses

Dans le chapitre 1-, nous avons émis l'hypothèse que les niveaux de réserves de la plante varient au cours de l'année, mêmes en conditions environnementales optimales, et influent par là même sur la production. Nous disposons dès maintenant d'observations nous permettant d'infirmer ou de confirmer cette hypothèse.

Au début de notre expérience les niveaux en glucides totaux à l'échelle de la plante entière sont plus bas. Force est de constater que cette situation ne perdure pas ensuite. Nous avons toutes les raisons de penser que la plante était alors stressée et que cet état de stress pourrait être lié à un état phyto sanitaire en deçà de l'optimum, consécutif à des attaques de *Graeffea crouani* et de *Corticium penicillatum*, perceptibles lors de la mise en place de notre expérience. Des niveaux de réserves bas, pourraient alors être le signe d'un déséquilibre fonctionnel transitoire. De plus, entre 1999 et 2001, quatre cyclones sont passés sur l'île de Santo, n'épargnant pas la station de recherche du CARFV ; « Dani » en janvier 1999 fut particulièrement violent. Les dégâts occasionnés par le passage de dépressions cycloniques successives sur notre parcelle d'étude ne sont pas connus. Mais, d'une manière générale, sans provoquer la mort des arbres, ces dépressions fragilisent les cocotiers en abîmant palmes et régimes en cours de maturation et entraînent dans les mois qui suivent une baisse sensible du rendement en noix (Marty *et al.*, 1986). Ces causes probables de stress, d'origines certes très différentes, en réduisant la surface foliaire par attaques de phytophages ou par casse de feuilles, pourraient avoir des conséquences immédiates et à moyen terme sur le taux de photosynthèse. La plante alors pour assurer sa survie puiserait sur ses réserves, ce qui expliquerait des niveaux alors bas en glucides totaux.

Cette observation pourrait être d'une grande utilité dans la détection de stress chez le cocotier ; le niveau en saccharose dans un stipe de cocotier pourrait être un indicateur pertinent de l'état de santé de l'arbre au même titre que chez des espèces tempérées ligneuses pour lesquelles les niveaux en réserves sont des indicateurs pertinents et fiables de leur état de santé (Bory et al., 1991). Cette hypothèse devra être, cependant, confirmée.

Ces problèmes phytosanitaires endigués, une mise en réserve s'opère se traduisant notamment par des niveaux en saccharose significativement plus élevé dès mars 2002 et qui restent par la suite stables, notamment dans le principal compartiment de stockage que représente le stipe.

Dès la saison humide et chaude de 2002, la stabilité du pool de saccharose, principal métabolite de réserve chez le cocotier, permet de conclure à la stabilité du pool de réserves chez un cocotier adulte en conditions de cultures optimales.

Compte tenu du cycle long de développement d'un régime (24 mois en moyenne entre sa différenciation sexuelle et sa récolte (Coomans, 1975)), des niveaux plus hauts en réserves, à un instant donné, et notamment en saccharose pourraient avoir une incidence immédiate sur la différenciation au sein du méristème d'un nombre de fleurs femelles plus élevé. Cela se traduirait 12 mois plus tard, environ, par un nombre de nouaison plus important et une charge en nombre de fruits portés par l'arbre qui augmente. Cette hypothèse est, dans notre cas, plausible. En effet en mars 2003, on constate, en moyenne, une charge significativement plus élevée en fruits sur les témoins, consécutivement, au rechargement significatif du compartiment des réserves en mars 2002. Il est par ailleurs admis que la teneur apoplastique en saccharose constitue un signal physiologique chez les plantes en stimulant les méristèmes à travers une régulation de l'invertase pariétale (Roitsch et al., 2000).

Des niveaux plus hauts en réserves pourraient être la cause d'une différenciation accrue de fleurs femelles au sein du méristème, dont les effets, différés dans le temps, dans notre cas, ne sont visibles qu'en moyenne 12 mois après. Ramadasan et al. (1977) rapportent que, chez des cocotiers de type « Grands » cultivés dans des conditions optimales, les teneurs en glucides totaux dans la zone sous apicale sont significativement plus élevées (131 mg g^{-1}) sur des cocotiers qui commencent à fleurir que sur des cocotiers voisins qui ne fleurissent pas encore (63 mg g^{-1}).

De plus, nos résultats concernant l'amidon suscitent des interrogations. Ce sucre n'est pas, en quantité, le glucide de réserves prépondérant chez le cocotier. Ce pool présente, cependant, les plus grandes variations de stock au cours de notre période d'observation. En effet, sur le stipe des témoins, il représente en début d'expérience 6% du pool total, entre 6 et 12 mois plus tard, 13% du pool en moyenne puis retombe à 3% en mars 2003. Les niveaux en amidon les plus élevés s'observent lorsque la charge en fruits est encore peu importante, ils sont au plus bas dès lors que la charge en fruits des cocotiers a considérablement augmenté (en mars 2003). Chez le palmier à huile, Henson et al. (1999) montre que l'amidon dans le stipe est plus abondant chez des palmiers encore végétatifs que sur des palmiers en production. Cet auteur souligne également que des palmiers adultes stériles contiennent plus d'amidon dans leur stipe que des palmiers fertiles. Compte tenu des premiers éléments rassemblés ici, nous poserons comme hypothèse que l'amidon contribuerait ponctuellement et après hydrolyse, au même titre que le saccharose, à atteindre à nouveau une charge importante en fruits. Nous avons d'autre part montré pour le traitement 'ABLATION-RACINE' que 12 mois après son

application, il y d'avantage d'amidon dans les stipes ; le pool d'amidon dans ce compartiment représente en mars 2002, 7% du pool total, 6 mois plus tard 26%. Afin de vérifier notre hypothèse, une quatrième campagne en octobre 2003 aurait été intéressante et aurait pu permettre de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

Présent ponctuellement et parfois à des teneurs plus élevées, l'amidon représenterait, au même titre que le saccharose, un indicateur du niveau trophique de la plante, signe d'un surplus en carbone face aux demandes en terme de croissance et de respiration (Cransmick et al., 1987 ; Sauter et Neuman, 1994). Par ailleurs, des niveaux plus élevés en amidon pourraient être un préalable à une augmentation de production de fruits chez le cocotier.

Dans le cadre de l'étude qui suit, l'expérience 2- reprend le traitement 'ABLATION-RACINE' mais s'enrichit de deux nouveaux traitements dont les objectifs attendus, en apparence simples, sont de limiter d'une part l'apport en carbone néo synthétisé (par élagage de feuilles) et, d'autre part, de réduire la demande du compartiment fructifère (par ablation de régimes). Cette deuxième expérience est, par ailleurs, décalée dans le temps (mise en place en mars 2002), et elle commence alors que les cocotiers ont retrouvé un équilibre fonctionnel. Elle devrait permettre entre autres de mieux définir le rôle spécifique des différents glucides et de préciser le rôle fonctionnel des principaux compartiments de stockage.

- CHAPITRE 4 -

IMPACTS DES MODIFICATIONS DU RAPPORT SOURCES/PUITS AU COURS DU TEMPS

Il s'agit, dans une seconde expérience, de suivre, à des intervalles de temps plus courts que précédemment, l'évolution saisonnière des réserves sur différents traitements. Cette expérience reprend le traitement 'ABLATION-RACINE' en simplifiant son échantillonnage. Elle est, par ailleurs, complétée par deux nouveaux traitements, modifiant le rapport sources/puits à travers une ablation de feuilles dans un cas, une ablation des fruits dans l'autre. Les effets de ces trois traitements sur les croissances végétative et reproductive, sur les teneurs en glucides suivies dans les deux principaux compartiments de stockage, à savoir le stipe et les pétioles des feuilles, et leur évolution au cours du temps sont décrits, comparés aux témoins et discutés. Pour chaque traitement, un parallèle est ensuite réalisé entre l'offre simulée des arbres, leurs demandes énergétiques estimées et l'intensité des mises en réserves et des mobilisations, à travers une estimation des variations de stocks de réserves, à l'échelle des deux compartiments de stockage suivis et à l'échelle de la plante entière. Cette seconde expérience chevauche dans le temps la première.

4.1- MATÉRIELS et MÉTHODES

4.1.1- Traitements appliqués

Quatre traitements sont suivis : Témoin (photo 4-1 (A)), 'ABLATION-RACINE', 'ABLATION-FEUILLE' et 'ABLATION-RÉGIME'. Chaque traitement comporte quatre cocotiers, suivis de mars 2002 (mise en place) à août 2004 (fin des mesures de suivi de croissance), tous les deux mois pour les réserves et tous les quinze jours pour la croissance.

Bien que les traitements appliqués soient simples en apparence, nous garderons à l'esprit qu'ils peuvent également produire des réactions en chaîne qui restent difficiles à apprécier, compte tenu des ajustements possibles des allocations et du nombre de puits en croissance à un instant donné.

L'objectif du traitement 'ABLATION-FEUILLE' (photo 4-1 (B)) est de limiter l'offre carbonée. Lors de la mise en place du traitement, sur chaque couronne, les quatorze feuilles les plus jeunes sont conservées. Ces feuilles sont des feuilles plutôt érigées qui ont, *a priori*, une activité photosynthétique importante. Chaque mois pendant toute la durée de l'expérience, la feuille passant sur le rang 15 est systématiquement élaguée. L'interception de la lumière, passant sur ce traitement de 74% à 49% (Mialet-Serra *et al.*, 2001), est réduite d'un tiers.

Sur le traitement 'ABLATION-RÉGIME' (photo 4-1 (C)), il s'agit d'éliminer les puits reproducteurs avant même leur remplissage et d'annuler, ainsi, la demande reproductive. Pendant toute la durée de l'expérience, toutes les inflorescences sont coupées avant leur nouaison.

Sur le traitement 'ABLATION-RACINE', l'objectif est de limiter l'offre en eau et en éléments

minéraux en enlevant approximativement 50% du système racinaire. Deux petites fosses semi-circulaires (photo 4-1 (D)) creusées sur 1 mètre de profondeur sont placées en vis-à-vis de manière à ne pas fragiliser les arbres. Ces fosses sont régulièrement nettoyées et recouvertes de manière à limiter toute infiltration d'eau pendant la durée de l'expérience.

(A) TÉMOIN



(B) 'ABLATION-FEUILLE'



(C) 'ABLATION-RÉGIME'



(D) 'ABLATION-RACINE'



Photo 4-1 - Comparaison des quatre traitements (A) TÉMOIN, (B) 'ABLATION-FEUILLE', (C) 'ABLATION-RÉGIME', (D) 'ABLATION-RACINE'.

4.2.2- Échantillonnage en vue du suivi des teneurs en glucides

Des prélèvements sont réalisés sur le stipe et le pétiole de la feuille de rang 9 (feuille dont la croissance est terminée) tous les deux mois, entre mars 2002 et septembre 2003. Les prélèvements s'étalent sur une semaine.

Les échantillons, récoltés sur pied sont prélevés sous forme de carottes à l'aide d'une tarière

de Pressler (6,6 mm de diamètre × 300 mm de longueur). De par le nombre de compartiments échantillonnés (2 compartiments) et le nombre de points de prélèvement par compartiment (3 sur le stipe et 1 sur les pétioles), l'échantillonnage a été considérablement allégé par rapport à celui mis en place dans le cadre de l'Expérience 1-.

Sur le stipe

Les échantillons sont récoltés le long du stipe à trois hauteurs

- dans la souche (partie enterrée du stipe),
- à la base du stipe (à 20 cm du niveau du sol) et
- à mi-hauteur.

Le point le plus haut du stipe (appelé 'sommet' dans l'Expérience 1-) n'a pu être malheureusement échantillonné, les cocotiers étant déjà très hauts en début d'expérience (entre 10 et 14 mètres). L'opération était devenue trop périlleuse pour les observateurs. *A posteriori*, nous avons conscience que l'absence de ce point, notamment pour l'estimation des quantités de réserves stockées, entraînera des approximations dont il sera tenu compte dans la discussion de nos résultats.

A chaque hauteur, deux carottes sont prélevées. Elles sont placées dans une glacière et transportées ainsi avant leur conditionnement en laboratoire. Pour chaque hauteur de prélèvement, un échantillon composite est préparé sans tenir compte des différentes zones radiales.

Sur les pétioles

Deux à trois carottes sont prélevées dans la partie la plus charnue du pétiole de la feuille de rang 9 (feuille autotrophe et mature) de chaque cocotier suivi, que nous considérons comme représentative de l'ensemble. Compte tenu de la fréquence d'émission des feuilles, c'est une nouvelle feuille de rang 9 qui est échantillonnée tous les deux mois. Nous ferons l'hypothèse que ces prélèvements, effectués sur un seul rang et à chaque fois sur une nouvelle feuille, seront sans incidence sur les effets attendus des différents traitements.

4.1.3- Suivi de la croissance des compartiments végétatifs et fructifères

Sur tous les cocotiers qui font l'objet de prélèvements, un suivi biométrique de la croissance a débuté en même temps que les prélèvements en mars 2002. Il s'est poursuivi jusqu'en août 2004 (bien après la fin des prélèvements). La croissance du stipe et des feuilles est suivie sur les cocotiers 'témoins' et sur les trois traitements, la croissance des fruits sur les témoins et sur les traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-FEUILLE'. La croissance racinaire n'est pas suivie ; les observations et les résultats de Jourdan (2004), obtenus sur cette parcelle en 2002 sur des arbres voisins sont pris comme référence.

Le stipe

Sur les quatre traitements, la hauteur totale des stipes (de l'extrémité du pétiole de la feuille 14 à un point fixe situé à 20 cm du niveau du sol) est mesurée. Afin d'estimer la production mensuelle en matière sèche du stipe, deux préalables sont nécessaires (i) estimer le volume de bois produit par mois (volume d'un cylindre droit) à partir de sa circonférence et de la différence de hauteur totale du stipe entre deux mois consécutifs (ii) estimer la masse spécifique moyenne (poids sec par unité de volume) du bois à l'extrémité du stipe. Ce deuxième paramètre estimé à $0,18 \text{ g cm}^{-3}$, est déduit de l'expérience 1- (cf. chapitre 3).

Les feuilles

Tous les mois, la mise en place de toute nouvelle feuille est datée. La production en matière sèche des feuilles est estimée à partir du nombre de nouvelles feuilles apparues dans le mois multiplié par le poids sec moyen d'une feuille, supposé constant (3027 g). La description et la dissection de nombreuses feuilles au cours de l'expérience 1- (cf. CHAPITRE 3-) montre, en effet, que la biomasse sèche d'une feuille est, sur notre période de référence, un paramètre stable.

Les régimes

Sur les cocotiers 'témoins' et sur les traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-FEUILLE', entre mars 2002 et décembre 2003, seulement un régime sur trois est suivi dans le temps, puis récolté à maturité. A partir de janvier 2004 et jusqu'à la fin de l'expérience (août 2004), tous les régimes présents sur la couronne sont suivis, récoltés à maturité et décrits comme indiqué au chapitre 2-, § 2.7-. Cette deuxième période de récoltes systématiques servira de période de référence et permettra de valider les approximations faites auparavant.

Connaissant le nombre moyen de régimes récoltés par mois (calé sur le rythme d'apparition des feuilles), le nombre moyen de noix récoltées par régime, leur biomasse moyenne et la biomasse moyenne de coprah sur noix, les productions et les rendements annuels moyens de noix et de coprah sont estimés.

Tous les quinze jours, sur chaque régime suivi, les nombres de noix en place et de noix élaguées sont décomptés. Afin d'estimer la charge en fruits (nombre de fruits portés par un cocotier à un instant donné, tout stade de maturité confondu), le nombre de noix portées par chaque régime suivi est alors sommé, puis rapporté au nombre de régimes suivi. Cela permet d'estimer la charge en fruits (relative) de chaque cocotier en s'affranchissant du nombre de régimes suivis (1 régime sur 3 entre mars 2002 et décembre 2003 puis tous les régimes à partir de janvier 2004) et permet ainsi de comparer, entre elles, les années.

4.1.4- Simulation de l'offre brute

L'assimilation totale mensuelle du couvert des cocotiers sur lesquels nous avons travaillé ou offre brute a été simulée avec les modules du bilan hydrique et de l'offre brute du modèle simplifié ECOPALM (Combres *et al.*, 2003) dont les principes sont décrits succinctement dans l'annexe 4-. L'assimilation brute ainsi simulée représente l'assimilation supposée des témoins.

ECOPALM n'ayant pas été, encore, validé sur cocotier, ces simulations sont comparées, au préalable, aux valeurs de photosynthèse brute (A_c), calculées par O. Roupsard (CIRAD, comm. pers.) qui sont prises comme valeurs de référence. Des mesures d'échanges gazeux ont été réalisées à l'échelle du couvert grâce à la « méthode des fluctuations turbulentes » (ou eddy-correlation), durant trois années complètes sur notre parcelle d'étude (dans le cadre du projet ATP Carbone, O. Roupsard, CIRAD, comm. pers.), en conjonction avec nos propres mesures sur les réserves.

Les valeurs simulées de l'offre brute supposée des témoins sont ajustées, pour chaque traitement, grâce à des observations faites antérieurement par S. Braconnier (CIRAD, comm. pers.) sur ce matériel végétal. Il a montré que l'intensité de l'assimilation journalière, sur des traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-RÉGIME' comparables aux nôtres, diminuait de 7% et que, par ailleurs, celle-ci augmentait de 12% sur un traitement 'ABLATION-FEUILLE', similaire au nôtre par son intensité.

4.1.5- Estimation de la demande totale

La demande totale d'une plante peut se décomposer initialement en deux termes, (i) la demande liée à la croissance des organes ou compartiments végétatifs et reproducteurs (quantités d'équivalent glucose sur matière sèche néoformée + respiration de croissance) et (ii) celle liée à l'entretien des structures en place (respiration d'entretien). Le détail des calculs, réalisés dans Excel est présenté dans l'annexe 5-. Les méthodes sur lesquelles nous nous sommes appuyés ont été développées par Penning de Vries *et al.* (1989) et sont supposées identiques pour toutes les plantes.

Croissance et respiration de croissance

Chaque organe en croissance représente un puits dont la demande en glucides sera évaluée ici de façon mensuelle. Cette demande représente la somme de trois termes : la conversion biochimique des produits de la photosynthèse en matière sèche (biosynthèse), la translocation du glucose de son site de production vers le ou les sites en croissance et la réduction des nitrates. Cette méthode est basée sur la composition biochimique des compartiments : en composés azotés (les protéines, en particulier, mais aussi les acides nucléiques, les acides aminés libres et les peptides), en carbohydrates (la cellulose, l'hémicellulose, les sucres de réserves), en lipides (les acides gras, les huiles), en minéraux et enfin, en acides organiques, plus rares. Les coûts en terme d'équivalents glucose que représentent ces grandes familles de composés ont été évalués par Penning de Vries *et al.* (1989) (annexe 4-). Cette méthode nécessite donc de connaître pour chaque organe analysé (i) la proportion de chacun des constituants biochimiques afin de recalculer le coût énergétique engendré pour la biosynthèse d'un gramme de matière sèche et (ii) la production moyenne en matière sèche, dans notre cas, à l'échelle du mois.

Respiration d'entretien

Parallèlement aux besoins liés à la croissance, chaque organe a besoin d'énergie pour assurer une activité métabolique optimale des cellules afin de maintenir, notamment, des différences de concentration entre cellules et d'assurer un turn-over des protéines (décomposition / synthèse). Cette demande est prioritaire sur le reste des demandes et est, normalement, satisfaite en priorité. La méthode utilisée, et également développée par Penning de Vries *et al.* (1989), nécessite de connaître

pour chaque compartiment végétatif et reproducteur (i) leur teneur en azote total et en minéraux et (ii) leur biomasse sèche sur pied (ou MS structurale) de laquelle nous aurons soustrait la part de réserves stockées, sous forme de glucides dans les compartiments végétatifs et sous forme de lipides dans le coprah et l'eau de coco. C'est sur la masse sèche structurale de chaque organe que seront calculés les coûts énergétiques en terme d'entretien.

Chaque mois et pour chaque cocotier suivi, les besoins en équivalent glucose pour la croissance et l'entretien des compartiments sont évalués. Des bilans sont réalisés alors à l'échelle de la plante entière pour chaque compartiment (à savoir le stipe, la couronne foliaire, le système racinaire et le compartiment fructifère dans son ensemble), le tout est sommé, permettant d'estimer mensuellement la demande totale de chaque cocotier suivi.

4.1.6- Estimation des variations de stocks de réserves

Ces estimations sont réalisées à deux échelles, celle du compartiment - à savoir le stipe et le pétiole - dans un cas, et celle de la plante entière dans l'autre.

A l'échelle des compartiments suivis

Afin de mettre en parallèle les variations de stocks sur ces deux compartiments principaux malgré des biomasses qui ne sont pas du même ordre de grandeur, les variations de stocks sur chaque compartiment sont calculées par différence bimestrielle des teneurs. Cette différence a une valeur positive lorsqu'il y a mise en réserve, négative lorsqu'il y a mobilisation. Elle est exprimée en mg de glucides par g de MS et par mois.

A l'échelle de la plante entière

Dans ce deuxième cas, les quantités de glucides stockées dans le stipe et les pétioles des feuilles sont calculées tous les deux mois et sommées. D'après les calculs faits dans le CHAPITRE 3-, la quantité de glucides totaux stockés sur ces deux compartiments représente 70% de la quantité totale de glucides stockés dans la plante. Une correction est systématiquement réalisée. Les variations de stocks de glucides sont estimées ensuite par différence.

La biomasse du *stipe* est calculée en fonction de sa production bimestrielle de biomasse (cf. § 4.2.3-) et de la densification des parties les plus anciennes. La quantité de réserves stockées dans le stipe est ensuite approximée en multipliant sa biomasse totale par la teneur en glucides totaux à mi-hauteur. Les quantités ainsi estimées sur le témoin sont comparées à celles estimées sur ce même traitement dans le cadre du chapitre 3-, entre mars 2002 et mars 2003, période d'observation commune aux deux expériences. Cette comparaison montre que la méthode très simple développée dans le cadre de cette seconde expérience sous-estime en moyenne de 5% la quantité de glucides totaux stockée dans le stipe. Nous en concluons que cette méthode est acceptable.

La biomasse sèche totale des *pétioles* de chaque cocotier est estimée tous les mois. La biomasse totale des pétioles des feuilles encore en croissance (comprises entre les rangs 1 et 8), est estimée égale à 7404 g (valeur moyenne estimée à partir de nombreuses dissections de feuilles de l'Expérience 1-). Au-delà, la biomasse moyenne d'un pétiole est estimée à 987g. Connaissant le nombre total de feuilles présentes dans la couronne, la biomasse totale des pétioles est estimée puis multipliée par la teneur en

glucides totaux de la feuille de rang 9 afin de calculer la quantité de glucides stockés dans ce compartiment.

4.2- RÉSULTATS

4.2.1- Croissance des compartiments végétatifs et fructifères - Variations dans le temps & Effets des traitements appliqués

Afin de caractériser notre peuplement dans son ensemble, les principaux paramètres de croissances végétative et reproductrice sont estimés à l'échelle de l'année et à l'échelle de la saison. La variabilité saisonnière sur les cocotiers témoins est présentée. Les effets des traitements appliqués sur ces principaux paramètres sont exposés et comparés aux témoins.

Bilan annuel de croissance

Le tableau 4-1 présente la production annuelle de biomasses végétatives et reproductrices, à l'échelle de la plante et du peuplement, sur les quatre traitements.

Tableau 4-1 - Production annuelle de biomasse à l'échelle du plant (kg an^{-1}) et du peuplement ($\text{t ha}^{-1} \text{an}^{-1}$) et indice de récolte (HI, production annuelle de coprah divisée par la production annuelle de matière sèche totale). Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 12 à 14 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif ($0,05 > p > 0,01$) ; ** = très significatif ($0,01 > p > 0,001$) ; *** = hautement significatif ($0,001 > p$)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	TÉMOIN	'ABLATION-RACINE'	'ABLATION-FEUILLE'	'ABLATION-RÉGIME'	Seuil
Plant (kg an^{-1})					
Racines (*)	40,0 (-)	??	??	??	-
Stipe	6,2 (0,41)	6,9 (0,42)	8,0 (1,26)	7,6 (0,70)	ns
Feuilles	37,8 (0,87)	37,1 (0,76)	39,4 (1,75)	39,4 (2,14)	ns
Noix (incluant le coprah)	80,6 (10,10)	72,2 (8,40)	50,3 (4,80)	-	ns
Coprah	21,4 (2,86)	16,2 (2,00)	12,3 (1,75)	-	ns
Total végétatif	83,9 (1,26)	83,8 (1,20) (**)	87,1 (0,48) (**)	86,8 (2,10) (**)	ns
Total (végétatif+fructifère)	164,5 (11,33)	156,0 (9,56)	137,5 (4,70)	-	ns
Peuplement ($\text{t ha}^{-1} \text{an}^{-1}$)					
Racines (*)	6,4 (-)	??	??	??	-
Stipe	1,0 (0,07)	1,1 (0,07)	1,3 (0,20)	1,2 (0,11)	-
Feuilles	6,1 (0,14)	5,9 (0,12)	6,3 (0,30)	6,3 (0,34)	-
Noix	12,9 (1,61)	11,6 (1,34)	8,1 (0,77)	-	-
Coprah	3,4 (0,46)	2,6 (0,32)	2,0 (0,30)	-	-
Total végétatif	13,4 (0,20)	13,4 (0,19) (**)	14,0 (0,07) (**)	13,9 (0,34) (**)	-
Total (végétatif+fructifère)	26,3 (1,81)	25,0 (1,53)	22,0 (0,75)	-	-
HI (%)	12,8	11,0	9,5	-	-

(*) Source : C. Jourdan, CIRAD, comm. pers.

(**) Afin de calculer le taux de croissance totale végétative, nous supposons que le taux de croissance racinaire sur nos traitements est alors identique à celui du témoin. Ces résultats sont donc des approximations.

Sur le témoin, le taux de croissance totale (incluant les racines et les fruits) est de 165 kg de biomasse sèche totale produite par an, ce qui correspond pour le peuplement à un peu plus de 26 t, sur la base d'une densité de plantation de 160 arbres par ha. Avec, environ 81 kg de fruits produits par an et par arbre, le compartiment fructifère présente le plus fort taux de croissance représentant près de la moitié de la biomasse totale produite par an. Il est suivi des compartiments racinaire et foliaire, chacun d'entre eux représentant un quart de la biomasse totale produite par an. Le stipe, seul

Tableau 4-2 – Variabilité saisonnière des paramètres de croissances végétative et fructifère sur les témoins. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 8 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Sèche-2002	Humide-2003	Sèche-2003	Humide-2004	Seuil	Sèche	Humide	Seuil
Accroissement stipe par mois (cm)	5,6 (0,5)	4,8 (0,5)	5,6 (0,5)	4,2 (0,3)	ns	5,6 (0,3) a	4,5 (0,3) b	*
Rythme d'émission des feuilles (j)	21,7 (0,7) b	23,3 (0,7) ab	29,9 (2,5) a	24,1 (1,8) ab	*	25,8 (2,0)	23,7 (0,9)	ns
(B) Croissance fructifère								
	Sèche-2002	Humide-2003	Sèche-2003	Humide-2004	Seuil	Sèche	Humide	Seuil
Charge en fruits	12,9 (2,0) b	12,4 (1,1) b	25,4 (5,1) a	19,0 (1,3) ab	*	19,2 (3,5)	15,7 (1,5)	ns
Nombre total nouaison par régime	29,0 (0,0)	25,6 (2,3)	26,7 (6,3)	46,6 (11,1)	ns	27,3 (4,5)	36,1 (6,6)	ns
Nombre noix tombées par régime	20,0 (0,0)	12,8 (3,5)	19,3 (7,3)	27,3 (8,9)	ns	19,5 (6,0)	20,1 (5,2)	ns
Nombre noix récoltées par régime	9,0 (0,0)	12,8 (2,2)	7,3 (3,4)	20,8 (4,8)	ns	7,8 (2,4) b	16,8 (2,9) a	*
Taux de chute (%) par régime	69 (0)	48,6 (10,5)	67,9 (15,5)	50,5 (5,5)	ns	68,2 (11,0)	49,5 (5,5)	ns
Biomasse totale du régime récolté	4889,0 (0,0)	5908,9 (936,6)	3119,3 (1276,5)	7878,6 (1592,0)	ns	3561,8 (1005,3)	6894,0 (932,7)	*
Biomasse de coprah par régime récolté	868,0 (0,0) b	1434,2 (226,5) ab	733,1 (269,0) b	2340,9 (492,4) a	*	766,7 (193,2) b	1887,6 (303,8) a	*
Biomasse totale d'une noix récoltée	543,2 (0,0)	465,7 (48,3)	446,0 (22,4)	405,7 (67,3)	ns	470,3 (29,0)	435,7 (40,0)	ns
Biomasse de coprah par noix récoltée	96,4 (0,0)	116,5 (12,2)	108,5 (9,6)	116,3 (11,2)	ns	105,5 (7,4)	116,4 (7,6)	ns

Tableau 4-3 – Impact des traitements appliqués sur les paramètres de croissances végétative et fructifère et interactions avec les campagnes de prélèvement. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 4 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5%.

	Témoin	Ablation-Racine	Ablation-Régime	Ablation-feuille	Seuil	Traitement × Saison
Accroissement stipe par mois (cm)	5,0 (0,3)	5,8 (0,4)	5,1 (0,3)	5,1 (0,6)	ns	**
Rythme d'émission des feuilles (j)	24,8 (1,1)	23,7 (1,1)	24,1 (1,4)	26,2 (0,7)	ns	ns

	Effet du traitement				Traitement × Saison
	Témoin	Ablation-Racine	Ablation-feuille	Seuil	Seuil
(B) Croissance fructifère					
Charge en nombre de fruits	18,7 (2,3) a	13,0 (1,2) b	11,4 (0,7) b	***	ns
Nombre total nouaison par régime	33,2 (4,7) a	23,7 (2,3) b	22,8 (1,4) b	*	ns
Nombre noix tombées par régime	20,0 (3,8) a	11,4 (1,4) b	12,1 (1,7) b	*	ns
Nombre noix récoltées par régime	13,8 (2,4)	12,0 (1,8)	10,6 (1,0)	ns	ns
Taux de chute (%) par régime	56 (6)	48 (5)	50 (5)	ns	ns
Biomasse totale du régime récolté	5793 (827,8)	5318 (523)	4996 (774)	ns	*
Biomasse de coprah par régime récolté	1514 (261)	1280 (152)	1110 (132)	ns	*
Biomasse totale d'une noix récoltée	447,2 (27,9)	483,6 (25,4)	480,0 (34,8)	ns	ns
Biomasse de coprah par noix récoltée	112,8 (5,7)	111,2 (5,5)	107,8 (8,7)	ns	ns

compartiment pérenne et important, a le plus faible taux de croissance (un peu moins de 4% de la biomasse totale produite par an).

Effets des traitements. D'après le tableau 4-1, l'application des différents traitements ne modifie pas significativement la production annuelle de biomasse végétative et ce quel que soit le compartiment considéré.

Bilan saisonnier de croissance

La croissance végétative

Variations au cours du temps. Le tableau 4-2 (A) présente la variabilité saisonnière et inter annuelle sur notre période d'observation, ainsi que le contraste entre saison sèche et humide sur les témoins, de deux paramètres de croissance végétative : l'accroissement mensuel en hauteur du stipe (en cm) et la durée en nombre de jours entre deux émissions de jeunes feuilles.

Le stipe a une croissance en hauteur plus élevée en saison sèche qu'en saison humide.

Le rythme d'émission des nouvelles feuilles est significativement moins élevé lors de la saison sèche de 2003. La variabilité inter annuelle, pour une saison donnée, est donc supérieure à celle observée entre saisons.

Effets des traitements. Le tableau 4-3 (A) présente les effets des traitements sur ces deux paramètres et leur interaction avec les saisons. Les traitements appliqués sont sans effet sur ces paramètres. Cependant, il existe une interaction significative entre le traitement 'ABLATION-FEUILLE' et la saison. En effet, l'accroissement du stipe sur ce traitement est sensiblement plus élevé lors de la saison humide 2003 qu'en saison sèche (2002 et 2003).

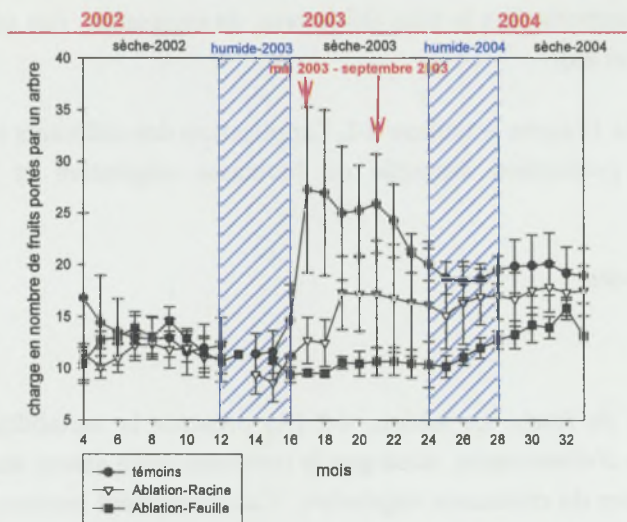


Figure 4-1 - Évolution mensuelle de la charge en fruits sur trois des quatre traitements suivis. Les barres verticales représentent l'erreur standard de la moyenne (s.e.) pour 4 répétitions.

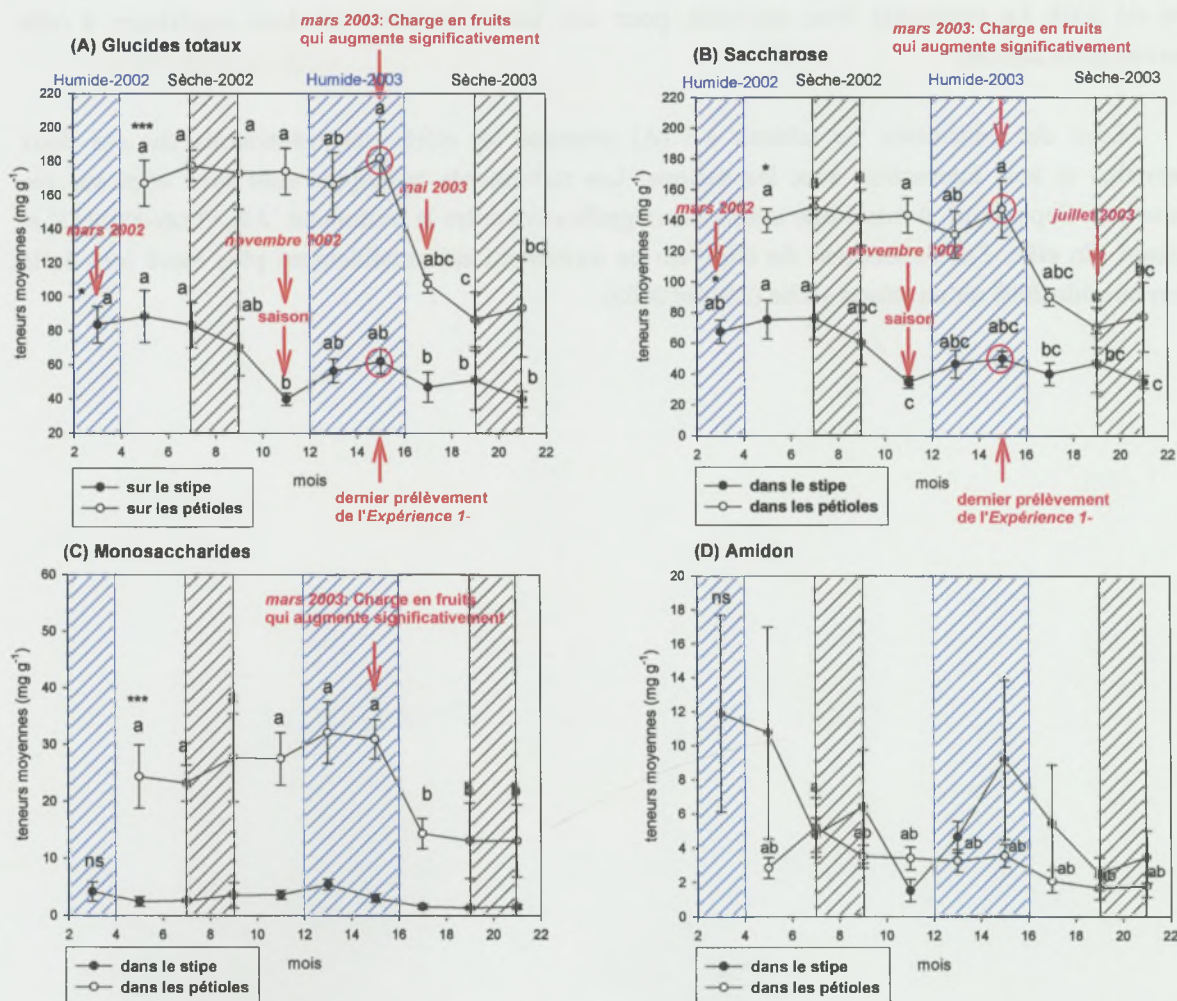


Figure 4-2 - Variations au cours du temps des teneurs moyennes en glucides (mg g^{-1}) sur le stipe à mi-hauteur et sur le pétiole de la feuille de rang 9, sur les témoins, (A) en glucides totaux (B) en saccharose, (C) en monosaccharides et (D) en amidon. Les barres verticales représentent l'erreur standard de la moyenne (s.e.) pour 4 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif; * = significatif ($0,05 > p > 0,01$); ** = très significatif ($0,01 > p > 0,001$); *** = hautement significatif ($0,001 > p$)). Les moyennes ont été classées à l'aide d'un test de Tukey ($\alpha = 0,05$).

La croissance du compartiment fructifère

Variations dans le temps. La figure 4-1 illustre l'évolution mensuelle de la charge en fruits en fonction des traitements appliqués. En 2003, la charge en fruits est significativement plus élevée en saison sèche, ce qui n'était pas le cas un an plus tôt. Ces différences de situations interannuelles pourraient être mises en relation avec l'état sub-optimal des arbres fin 2001 et qui s'améliore ensuite, se traduisant par des stocks de réserves restaurés début 2002 et une charge en fruits qui a explosé en mai 2003 (mois 17). Cet état en 2003 est variable et transitoire.

Le tableau 4-2 (B) présente sur le témoin les fluctuations saisonnières qui peuvent apparaître sur le compartiment fructifère. En saison humide, le nombre de noix récoltées par régime, la biomasse sèche de ces régimes et la biomasse de coprah par régime récolté sont significativement plus élevés qu'en saison sèche. La biomasse de coprah par noix récoltée est un paramètre qui ne varie pas avec la saison.

Effets des traitements. Le tableau 4-3 (B) présente l'impact des traitements appliqués sur ces paramètres. La charge (nombre de fruits portés par un arbre) est significativement plus importante sur le témoin. Le nombre de nouaisons (soit le nombre de fleurs différenciées et fécondées) est plus élevé sur les témoins (32 fleurs fécondées par régime) que sur les traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-FEUILLE' (dans les deux cas, 23 fleurs fécondées par régime). La chute de jeunes noix immatures sur les régimes du témoin étant en valeur relative plus importante, le nombre de noix par régime récolté reste sensiblement le même quel que soit le traitement.

En résumé, la croissance végétative d'un cocotier adulte, dans nos conditions de culture optimales, fluctue peu en fonction des saisons. En d'autres termes, l'allocation de carbone aux compartiments végétatifs (hors racine) peut être considérée comme stable. En saison sèche, le nombre de noix par régime récolté à maturité est moins élevé ; le poids de coprah par noix étant stable quelle que soit la saison, le poids de coprah par régime récolté (nombre de noix matures \times poids de coprah par noix) est donc moins élevé. C'est bien une période de plus faible production en coprah. Ainsi la croissance du compartiment fructifère fluctue en fonction des saisons. Ces résultats confirment les résultats du chapitre 3-. Ce compartiment apparaît beaucoup plus plastique que le compartiment végétatif.

Les modifications de l'équilibre sources/puits sont sans effet sur la croissance végétative. En revanche, leurs effets sont dépressifs sur le nombre de fleurs femelles fécondées par régime et sur la charge en fruits mais n'affecte pas les rendements, la chute de noix étant moins intense lors de ces modifications.

4.2.2- Niveaux de réserves - Effets des traitements appliqués & Variabilité saisonnière

Variations dans le temps

La figure 4-2 illustre les dynamiques saisonnières des teneurs moyennes en glucides sur les témoins sur chacun des compartiments suivis.

Sur le *stipe*, en 2002, la teneur en glucides totaux, représentés essentiellement par du saccharose, mesuré à mi-hauteur est significativement plus basse en novembre 2002 (mois 11), marquant l'effet saisonnier. Elle reste à partir de ce point là à des niveaux relativement bas, contrairement à ce qui avait été observé sur l'expérience 1- pour laquelle la teneur en glucides totaux était significativement élevée en mars 2003. Les teneurs en monosaccharides et en amidon n'évoluent pas au cours du temps.

Sur les *pétioles*, les teneurs en saccharose et en monosaccharides restent stables jusqu'en mars 2003 (mois 15). Ces deux glucides voient leurs teneurs chuter de façon drastique partir de cette date et restent à des niveaux bas jusqu'au dernier prélèvement réalisé (mois 21). La teneur en amidon sur ce compartiment n'évolue pas significativement au cours du temps.

En résumé, sur le stipe, les niveaux en réserves sont significativement plus hauts en 2002, puis à leur niveau le plus bas fin 2002 avant le début de la saison humide de 2003. Les variations de niveaux ne sont pas significatives en 2003 et restent à des niveaux plus bas qu'en 2002. Ces fluctuations sur le stipe ne semblent pas reliées aux variations saisonnières. Sur les pétioles, les niveaux de réserves restent hauts pendant une grande partie de notre période d'observations, puis les teneurs en monosaccharides et en saccharose chutent à partir de mars 2003. Cette observation serait à mettre en parallèle avec l'augmentation significative de la charge en fruits sur les arbres.

Effets des traitements

Le tableau 4-4 permet de comparer les teneurs moyennes en glucides (mg g⁻¹) à mi-hauteur sur le stipe et sur le pétiole de la feuille de rang 9 des quatre traitements.

Tableau 4-4 - Effet des traitements appliqués sur les teneurs en glucides (mg g⁻¹) du stipe (à mi hauteur) et des pétioles. Valeurs moyennes + (s.e. = erreur standard de la moyenne) calculées pour 16 à 40 répétitions. Les seuils de signification du test F de l'ANOVA sont présentés (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p)). Les moyennes sont comparées à l'aide d'un test de Tukey au seuil de 5

	Effet du traitement					Traitement×saison
	Témoin	Ablation-Racine	Ablation-Régime	Ablation-Feuille	Seuil	Seuil
STIPE						
Monosaccharides	2,9 (0,3) b	3,6 (0,5) b	4,3 (0,6) ab	9,4 (3,6) a	**	ns
Saccharose	53,1 (3,8)	51,0 (3,1)	49,9 (3,1)	48,5 (3,3)	ns	ns
Amidon	6,1 (1,1)	4,2 (0,9)	3,6 (0,7)	6,8 (1,7)	ns	ns
Glucides totaux	62,0 (4,4)	58,8 (3,7)	57,7 (3,4)	64,6 (6,3)	ns	ns
PETIOLE						
Monosaccharides	24,2 (2,2) b	35,4 (2,8) a	32,5 (2,7) a	28,7 (2,5) ab	**	ns
Saccharose	115,0 (6,6) b	143,7 (8,2) a	173,0 (19,2) a	102,8 (6,6) b	***	ns
Amidon	2,8 (0,3) b	2,7 (0,2) b	8,7 (2,1) a	2,7 (0,2) b	***	ns
Glucides totaux	142,0 (8,0) b	181,8 (8,2) a	214,3 (19,7) a	134,1 (7,0) b	***	ns

Sur le *stipe*, la teneur en glucides totaux, et en particulier celle en saccharose, glucide prépondérant, reste inchangée. Il en est de même pour l'amidon. Seule la teneur en monosaccharides est plus élevée sur le traitement 'ABLATION-FEUILLE'.

Sur les *pétioles*, les différences constatées entre traitements sont nettement plus marquées que sur le stipe. Les teneurs en saccharose et en monosaccharides sont significativement plus élevées sur

les traitements 'ABLATION-RÉGIME' et 'ABLATION-RACINE' que sur le témoin. Il est étonnant de constater que ce dernier se comporte comme un traitement sur lequel les puits sont systématiquement élagués. La teneur en amidon est significativement plus élevée uniquement sur le traitement 'ABLATION-RÉGIME'.

En résumé, les impacts observés des traitements sont surtout visibles au niveau de la couronne. Les niveaux de réserves sont significativement plus élevés sur les pétioles pour deux des trois traitements appliqués : les traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-RÉGIME'. Sur le stipe, bien que la teneur en monosaccharides soit plus élevée sur le traitement 'ABLATION-FEUILLE', leur faible part relative (15% seulement des glucides totaux) fait que les niveaux en glucides totaux restent inchangés sur ce compartiment quel que soit le traitement considéré.

4.2.3- Phases de mise en réserve et de mobilisation en fonction des traitements appliqués et des besoins de la plante

Nous porterons notre l'attention dans cette partie aux tendances observées et aux parallèles faits entre les variables décrites, d'avantage qu'aux valeurs de celles-ci, que les nombreux calculs invitent à manier avec précaution.

A l'échelle des compartiments de stockage

Les figures 4-3 (A), (B), (C) et (D) illustrent, pour chaque traitement, l'évolution de l'offre carbonée simulée par ECOPALM, de l'offre mesurée par Roupsard *et al.* (2004) et l'évolution des besoins énergétiques totaux de la plante (ou demande totale en termes de croissance et de respirations), d'une part, et les différences bimestrielles entre teneurs en glucides totaux sur le stipe et les pétioles, d'autre part. Ceci nous permet de cerner précisément les phases de mise en réserve et de mobilisation, parallèlement aux variations temporelles de l'offre en carbone et de la demande de la plante.

Sur le témoin (figure 4-3 (A)), nous noterons une convergence satisfaisante entre l'offre simulée par notre modèle et les mesures faites par Roupsard *et al.* (2004). L'offre en carbone augmente sensiblement en saison humide, la demande totale de la plante consécutivement. Un décalage existe donc entre les périodes d'offre élevée et celle de demande élevée. Cela devrait se traduire par une mobilisation des réserves. Deux phases de mobilisation s'observent : une première phase apparaît uniquement sur le stipe, dès le mois 7 jusqu'au mois 12. Une seconde phase de mobilisation s'observe avant la saison sèche de 2003 sur les deux compartiments suivis. Elle est alors quatre fois plus intense sur les pétioles (-88 mg g^{-1}) que sur le stipe (-22 mg g^{-1}). Cette forte mobilisation dans les pétioles coïncide avec la période de fort déséquilibre entre l'offre en carbone, très inférieure à une demande totale intense liée en particulier, au regard de la charge en fruits alors significativement plus élevée, à la demande intense du compartiment fructifère. Nous constatons à ce moment que ce sont les réserves locales proches des sites de fructification qui sont sollicitées.

Lors de l'ablation de racines (figure 4-3 (B)), la comparaison entre l'offre et la demande est similaire à celle faite sur le témoin. Le rapport offre/demande est équilibré lors de la saison humide de 2003, puis une période de déséquilibre suit. On retrouve les deux épisodes de mobilisation décrits sur le témoin qui se produisent cette fois-ci à la fois sur le stipe et les pétioles. Ce traitement est proche du témoin.

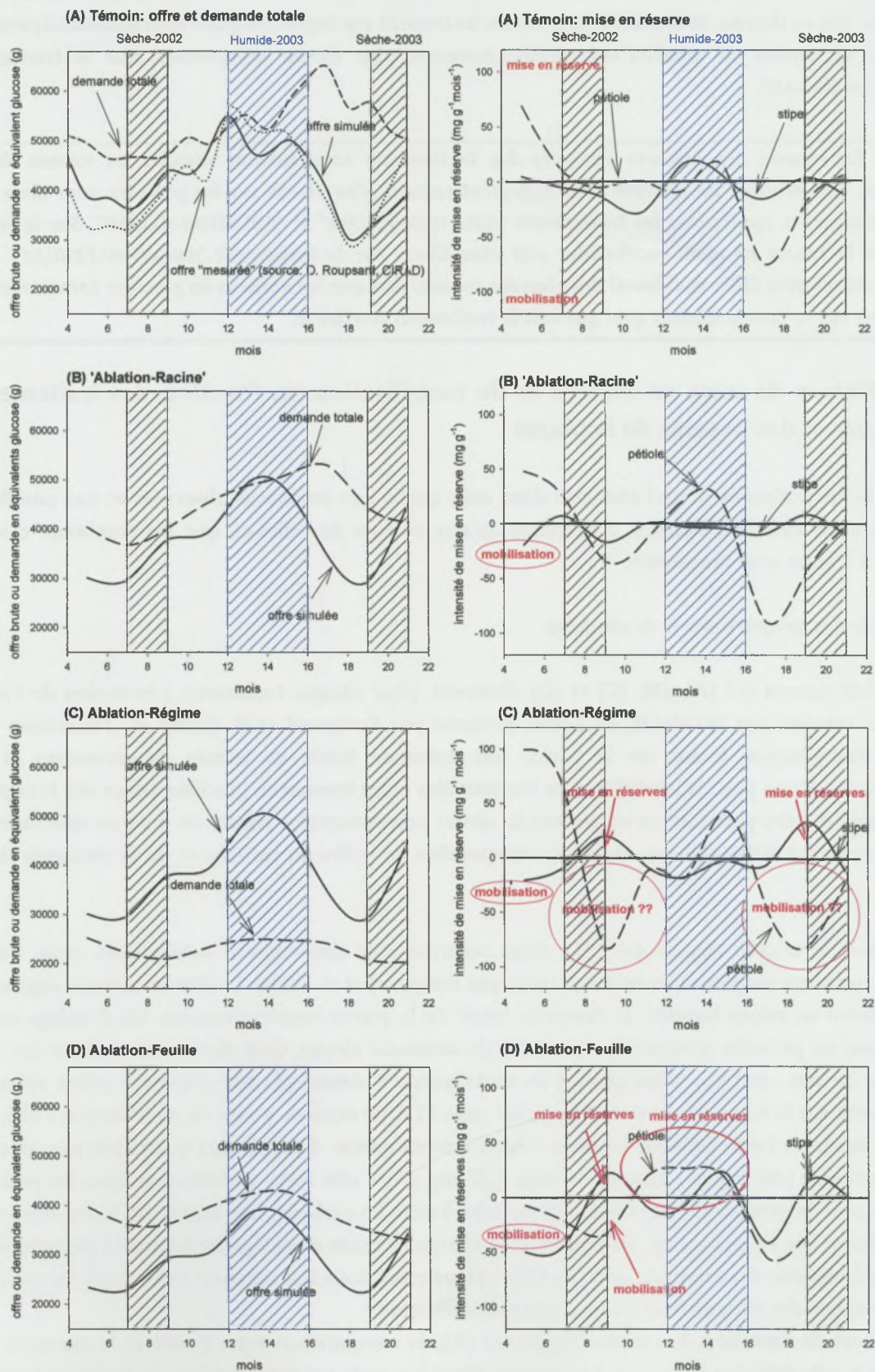


Figure 4-3 - Comparaisons des variations mensuelles de l'offre simulée et la demande totale de la plante estimée et des différences bimestrielles des teneurs en glucides totaux sur (A) 'TÉMOIN', (B) 'ABLATION-RACINE', (C) 'ABLATION-RÉGIME' et (D) 'ABLATION-FEUILLE'.

Sur le traitement 'ABLATION-RÉGIME' (figure 4-3 (C)), l'offre estimée est systématiquement excédentaire. Cela se traduit tout juste après la mise en place du traitement par une mise en réserve dans les pétioles. Malgré l'absence de puits reproducteurs, on retrouve les deux phases de mobilisation intense sur les pétioles, calées sur celles du témoin et du traitement 'ABLATION-RACINE'. Simultanément des mises en réserves s'opèrent sur le stipe, laissant penser à des translocations rapides d'assimilats des pétioles vers le stipe.

Sur le traitement 'ABLATION-FEUILLE', l'offre est toujours très inférieure à la demande. Contrairement au témoin, la demande qui suit la saison humide de 2003 est considérablement réduite. Une mobilisation intense se produit dans le stipe consécutivement à la mise en place du traitement. Par la suite, le comportement de ce traitement vis-à-vis des réserves est sensiblement différent du témoin.

Un cumul des intensités des phases de mises en réserve et de mobilisations montre que sur les quatre traitements le processus de mobilisation est prépondérant sur les deux compartiments suivis. Sur le stipe, la plus faible mobilisation s'observe sur le traitement 'ABLATION-RÉGIME' (-25 mg g^{-1}), la plus élevée sur le traitement 'ABLATION-FEUILLE' (-87 mg g^{-1}). Sur les pétioles, la plus faible mobilisation en intensité s'observe sur les témoins (-5 mg g^{-1}) et la plus élevée, à nouveau, sur le traitement 'ABLATION-FEUILLE' (-91 mg g^{-1}).

Des périodes de déséquilibre entre l'offre en carbone et la demande totale de la plante semblent exister, notamment lors de décalages entre les périodes de forte assimilation en carbone et les périodes de fortes demandes fructifères liées à un nombre élevé de fruits en croissance dans l'arbre. L'hypothèse du rôle tampon des réserves semble en partie confirmée. Ceci est vrai pour les réserves de proximité, localisées dans les pétioles, moins pour les réserves localisées dans le stipe, peu sollicitées. Les observations faites lors d'une ablation de racines sont proches de celles faites sur le témoin. L'absence d'une demande reproductrice (ABLATION-RÉGIME) semble entraîner une translocation de glucides des pétioles vers le stipe, qu'il faudrait confirmer par des mesures de flux de carbone dans la plante. Une ablation de feuilles provoque des ajustements complexes, difficiles à interpréter. C'est sur ce traitement que les phases de mobilisation sont les plus intenses.

A l'échelle de la plante entière

La figure 4-4 permet de comparer, pour chaque traitement, les variations de stocks au bilan (offre - demande). Ce bilan représente la part de la demande totale non satisfaite par la photosynthèse et qui devrait, selon toute logique, être couverte en totalité par la variation de stocks observée à cet instant.

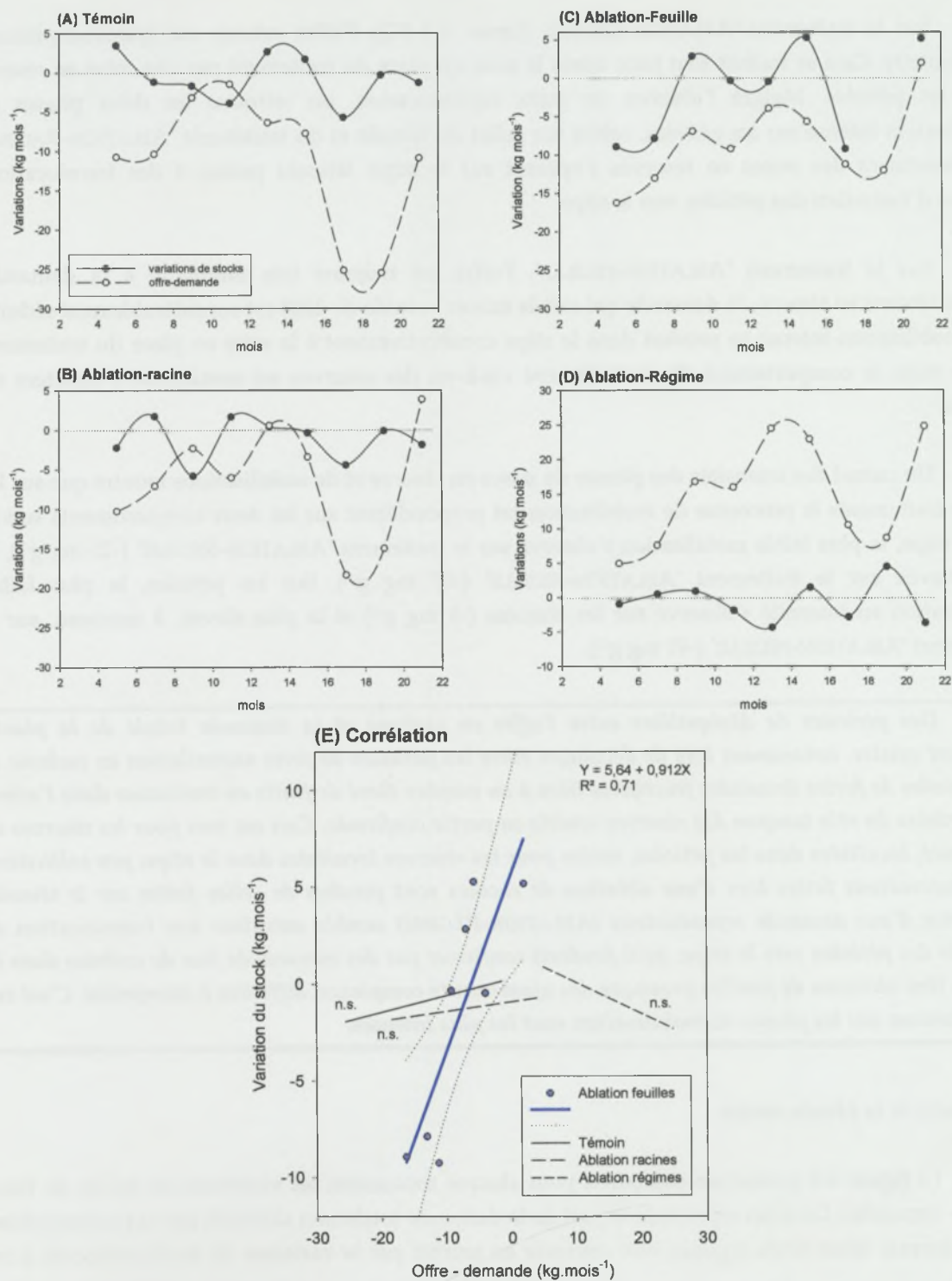


Figure 4-4 - Parallèles entre les variations de stocks de réserves et le bilan (offre - demande) sur les quatre traitements (A) TÉMOIN, (B) ABLATION-RACINE, (C) ABLATION-FEUILLE, (D) ABLATION-RÉGIME et (E) Corrélations entre le bilan (offre -demande) et la variation de stock.

A aucun moment et quel que soit le traitement considéré, les courbes « variations de stock » et « offre-demande » ne se superposent. La courbe « offre-demande » devrait être proche de zéro. Or ce n'est jamais le cas. Elle est toujours inférieure à zéro pour le témoin et les traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-FEUILLE' et supérieure à zéro pour le traitement 'ABLATION-RÉGIME'. Des biais systématiques, propres aux traitements, semblent exister pour le calcul de l'offre, de la demande ou des deux. Nous émettrons l'hypothèse que c'est l'offre qui est biaisée. Son calcul est basé sur un ensemble de variables (taux d'interception du rayonnement, taux de conversion en assimilats) dont les valeurs restent incertaines et sur des facteurs de correction également incertains en fonction des traitements appliqués, avec des impacts méconnus des traitements sur le taux de photosynthèse faute de mesures directes sur les différents traitements. Par conséquent, nous constatons que l'offre en carbone simulée par ECOPALM est sur estimée sur le traitement 'ABLATION-RÉGIME' et sous estimée sur les trois autres traitements.

Cependant, en conditions d'assimilation en carbone limitée ('ABLATION-FEUILLE'), les courbes « variations de stocks » et « offre-demande » sont presque en phase (figure 4-4 (C)), montrant dans ce cas le rôle tampon que peuvent jouer les réserves, notamment lorsque la photosynthèse est insuffisante pour répondre à la demande de la plante. La régression linéaire représentée sur la figure 4-4 (E) obtenue sur ce traitement illustre cette compensation.

Sur le témoin (figure 4-4 (A)), lors des dix premiers mois, « offre-demande » et « variation de stocks » ne sont pas en phase ; ils le sont un peu plus par la suite. Comme pour le traitement 'ABLATION-FEUILLE', les deux courbes ne se superposent jamais. Les écarts entre celles-ci sont parfois très importants notamment à partir du mois 15 (mars 2003) : à partir de ce point, la courbe « bilan » a un niveau très supérieur à celui des variations de stocks, laissant penser à cet instant à une sous-estimation très importante de l'offre au regard de la demande de la plante, représentée alors par une demande fructifère élevée.

Sur le traitement 'ABLATION-RACINE' (figure 4-4 (B)), nous faisons le même constat, avec un déphasage plus marqué et inexpliqué entre les deux courbes les 10 premiers mois. Puis la rythmicité observée devient identique à celle des témoins avec cependant une amplitude plus faible. Après une phase de perturbation du système, consécutive à la mise en place du traitement, la rythmicité observée sur ce traitement devient proche de celle du témoin.

En résumé, cette analyse montre que des rétroactions de l'offre sur la demande semblent exister chez le cocotier. Cet ajustement de l'offre à la demande est probablement très important dans une situation de faible demande (ABLATION-RÉGIME). En conditions d'assimilation limitée en carbone (ABLATION-FEUILLE), les variations de stocks et le bilan « offre-demande » sont plus en phase laissant penser que le compartiment « réserves » est bien un compartiment tampon, susceptible de suppléer une photosynthèse insuffisante pour répondre à la demande de la plante.

4.3- DISCUSSION

Les bilans et les comparaisons faites précédemment permettent de mieux appréhender le rôle des réserves chez un cocotier adulte à l'aide des tendances montrées et des parallèles faits entre les variations de stocks et le bilan « offre-demande ». Nous resterons, cependant, prudents sur les valeurs de celles-ci pour les raisons qui suivent :

La simulation de l'offre brute dans ECOPALM n'intègre pas la possibilité d'un ajustement de celle-ci à la demande des puits notamment fructifères. Ainsi sur le traitement 'ABLATION-RÉGIME', les écarts entre l'offre moins la demande (alors positifs, situation de carbone produit en excès) et les variations de stock (en parallèle, beaucoup plus faibles, réserves qui n'absorbent pas cet excès) laissent penser à une surestimation de l'offre. Il est alors probable qu'un ajustement de l'offre carbonée à la demande réduite se produit. ECOPALM ne simule pas encore ce mécanisme de rétroaction. A l'inverse, une demande accrue pourrait stimuler la production de photo-assimilats. Cependant, il est très probable que dans ce sens l'amplitude de l'ajustement soit physiologiquement et biochimiquement limitée. En effet, le taux de carboxylation est limité par l'activité de la Rubisco et la régénération de la RuBP (McMurtrie *et al.*, 1992). Le travail de Deveau (2003) sur la photosynthèse du cocotier évoquait, déjà, la possibilité d'une rétroaction. Cet auteur attribuait, en effet, une forte variabilité des mesures de photosynthèse obtenues dans des conditions climatiques comparables à des causes physiologiques, notamment au devenir des photoassimilats, susceptibles d'agir en retour sur la photosynthèse. Ce phénomène de rétroaction est loin d'être propre au cocotier et s'observe sur d'autres espèces après une ablation de fruits (Wulfscheger, (1993), cité par Deveau (2003)). Chez le pommier, Wibbe & Blanke (1995) montrent, après une ablation de fruits, une baisse significative de la photosynthèse nette; celle-ci peut baisser de 30 à 57% suivant la période. La suppression de la totalité des fleurs ou des fruits ralentit l'exportation hors des feuilles (Moorby (1981), cité par Lacointe *et al.* (1995)). Lorsque la sous-utilisation des assimilats se prolonge, l'accumulation d'amidon chloroplastique peut entraîner une diminution de l'activité photosynthétique (Stitt *et al.*, (1991) cité par Lacointe *et al.* (1995) ; Azcon-Bieto, (1983) cité par Wibbe & Blanke (1995) ; Franck (2005)).

Allocation de biomasse dans les compartiments végétatifs - Variabilité saisonnière et Rapports sources/puits modifiés

Pendant notre période de référence, la production en biomasse sèche aérienne végétative s'élevant à 7 t par ha par an (pour les feuilles et le stipe), est importante, comparée à certains hybrides locaux, originaires d'Inde, tels que, par exemple, l'hybride « Chowgat Orange Dwarf × West Coast Tall » (3,5 t par ha et par an (Kasturi Bai *et al.*, 1996)) au même âge. L'allocation de matière la plus importante va principalement vers le système racinaire (un quart de la biomasse sèche totale produite), et la couronne feuillée (un quart) et seulement 3 % au stipe. Ces résultats confirment ceux d'Anonyme (2001b) sur cet hybride dans des conditions d'étude identiques aux nôtres.

Pendant la saison humide, l'émission de nouvelles feuilles a tendance à être accélérée, la croissance du stipe ralentie, ce qui apparaît paradoxal en premier examen. Nous émettons des réserves sur cette deuxième mesure parfois difficile à mettre en oeuvre et souvent entachée d'erreurs. Il est souvent mentionné dans la littérature que le rythme d'émission foliaire est influencé par les conditions d'alimentation en eau (Coomans, 1975). La croissance du compartiment végétatif n'est pas

affectée par les changements du rapport sources/puits. Ces observations confirment celles faites antérieurement par Bailey *et al.* (1977) indiquant que sur une expérience consistant à élaguer des feuilles selon différents niveaux d'intensité, la croissance végétative est maintenue à un niveau optimal. Avec l'ablation systématique des régimes avant leur développement, il est surprenant de constater que le carbone non alloué aux puits reproducteurs (supprimés) ne profite pas au compartiment végétatif dont la croissance reste inchangée. L'inverse se produit dans de telles conditions pour d'autres monocotylédones comme le riz (M. Dingkuhn, CIRAD, comm. pers.).

En conclusion, des fluctuations saisonnières de la croissance des compartiments végétatifs aériens existent mais restent très modérées. Par ailleurs leurs croissances ne sont pas affectées par des modifications du rapport sources/puits. Ces résultats corroborent les résultats du chapitre 3- : les compartiments végétatifs sont peu variables dans nos conditions d'étude.

Allocation de biomasse dans le compartiment fructifère - Variabilité saisonnière et Rapports sources/puits modifiés

L'hybride du Vanuatu se caractérise par un indice de récolte¹ relativement élevé (12,8% de coprah), signe d'une allocation importante de carbone dans ce compartiment, environ 50% de la biomasse totale produite par an. Cela n'a rien d'exceptionnel et se rencontre très fréquemment chez des hybrides locaux « Nain × Grand ». Kasturi Baï *et al.* (1996) mentionnent des indices de récolte compris entre 21% et 23% (de coprah) sur ce type de matériel végétal. La production de coprah (3,4 t par ha et par an) de l'hybride du Vanuatu reste, d'autre part, élevée, comparable à celui d'hybrides haut producteurs tels que le PB 111 ou le PB 121, matériels sélectionnés et améliorés les plus diffusés dans le monde (Nucé de Lamothe et Bénard, 1985). Il reste, par ailleurs, conforme à des estimations antérieures du rendement faites dans nos conditions d'étude (Labouisse *et al.*, 2004). Toutefois, le poids en coprah par noix est bas, mais est un paramètre stable : il s'élève, en moyenne, à environ 110 g, ce qui reste inférieur aux 153 g rapportés par Kasturi Baï *et al.* (1996) pour des hybrides d'origine indiennes, voire très inférieur aux 205 g du PB 121 en Côte d'Ivoire, moyenne considérée déjà comme faible (Nucé de Lamothe et Rognon, 1975 ; Nucé de Lamothe et Bénard, 1985). En revanche, le nombre de noix récoltées par cocotier et par an, estimé à 173, est élevé en comparaison d'autres hybrides « Nain × Grand » qui produisent annuellement entre 55 et 153 noix par cocotier au même âge (Raveendran *et al.*, 1989 ; Peries, 1994-1995). Le taux de chute des noix immatures s'élève en moyenne à 56%. Ce taux, bien qu'au premier abord non négligeable, est inférieur à ceux mentionnés sur d'autres hybrides « Nain × Grand » qui peuvent varier entre 70% et 83% (Raveendran *et al.*, 1989). Par ailleurs ce paramètre a la caractéristique d'être très variable (0 à 93% en fonction des régimes) entre régimes et entre arbres. Il n'évolue pas significativement en fonction des saisons. A ce titre, il apparaît comme un paramètre indépendant du climat et très variable dans le temps.

Le nombre de noix récoltées par régime ainsi que le poids de coprah récolté sur régime sont plus élevés en saison humide (décembre-avril) qu'en saison sèche (juillet-septembre). Cette forte variabilité saisonnière, très souvent mentionnée dans la littérature, est reliée fréquemment aux régimes des pluies. Peries (1994-1995) enregistre, lors de déficit hydrique moyen sur un hybride « Nain × Grand » âgé de 8 ans, des baisses de rendement de plus de 50% en terme de nombre de noix

¹ Indice de récolte (HI): production annuelle de coprah divisée par la production annuelle de matière sèche totale

récoltées par arbre et de quantité de coprah récolté par arbre. Par ailleurs, les observations faites sur les *Expériences 1 et 2* montrent que les charges en fruits explosent de façon significative à partir de mars 2003. Cet état reste, cependant, transitoire et erratique mais est révélateur d'une réaction exceptionnelle des cocotiers, dont la cause, compte tenu du cycle long de développement des régimes (en moyenne 24 mois, dont 12 entre la différenciation des fleurs femelles et leur nouaison), serait très antérieure au phénomène observé. Nous chercherons par la suite à relier cet état aux niveaux de réserves observés.

L'application respective du traitement 'ABLATION-RACINE' et du traitement 'ABLATION-FEUILLE' a un effet dépressif sur la croissance du compartiment fructifère. Cela se traduit, à l'échelle de l'arbre entier, par une réduction de la charge en nombre de fruits, à l'échelle du régime, par une réduction du nombre de fleurs femelles fécondées par régime. Des observations faites antérieurement par S. Braconnier (CIRAD, comm. pers.) sur notre matériel végétal et dans nos conditions d'étude montrent, en effet, un effet dépressif de l'élagage de feuilles sur le nombre de fleurs femelles différenciées par régime, qui entraîne une réduction de 35% de leur nombre ainsi qu'une réduction de leur poids individuel. Bailey *et al.* (1977) constate également une diminution du nombre de fleurs sur les inflorescences nouvellement épanouies, 5 mois après l'application du même type de traitement et une perte de rendement de l'ordre de 80% par rapport au témoin. Cet auteur précise qu'un élagage inférieur ou égal à 40% ne provoque aucune réaction significative. Le taux de chute sur ces deux traitements touchant, en moyenne, 50% des noix en cours de développement, n'est pas significativement différent du taux de chute observé sur le témoin.

Le compartiment fructifère draine environ 50% de la biomasse allouée. Notre hybride se caractérise par des noix nombreuses et petites. Leur nombre subit de fortes variations saisonnières et interannuelles. La biomasse de coprah par noix est faible mais ne varie pas au cours du temps. Les impacts des modifications du rapport source/puits sont surtout perceptibles sur le nombre de fleurs femelles fécondées, significativement réduit. Cette réaction laisserait penser à une réponse adaptée de la plante, qui en fonction de son état trophique ou d'un signal réduirait le nombre de futurs fruits à remplir. Ce point majeur de régulation se ferait très en amont, sur des inflorescences en cours de différenciation sexuelle, 12 mois avant leur fécondation, 24 mois en moyenne avant leur récolte. En conclusion, le compartiment fructifère est plastique et non prioritaire comparé aux compartiments végétatifs.

Mise en réserves et mobilisations - Variabilité saisonnière et Rapports sources/puits modifiés : rôle des réserves chez le cocotier

Sur les témoins, cette deuxième expérience confirme les résultats acquis dans le cadre de l'Expérience 1- (cf. CHAPITRE 3-). Dans le stipe et les pétioles, les niveaux en glucides notamment en saccharose évoluent peu entre mars 2002 et mars 2003 (période commune à l'Expérience 1-). L'effet saisonnier mis en avant au CHAPITRE 3- ressort sur le stipe avec des teneurs en saccharose significativement plus basses en novembre 2002. Au delà, les teneurs diminuent de moitié sur les deux compartiments alors que la charge en fruits augmente, se traduisant par une demande du compartiment fructifère plus intense.

Les compartiments de stockage ont-ils des rôles spécifiques ? Les observations faites, en particulier, sur les traitements 'ABLATION-FEUILLE' et 'ABLATION-RÉGIME', permettent de mieux cerner

le rôle du stipe et des pétioles dans leur fonction de stockage et d'envisager des hypothèses de fonctionnement.

Sur le *stipe*, le taux de réserves dans le stipe a tendance à être stable avec de faibles variations saisonnières. Des modifications du rapport sources/puits n'altèrent pas les niveaux de glucides totaux dans ce compartiment. Les glucides stockés dans le stipe représentent un pool utilisé en faibles quantités dans des conditions optimales de culture mais qui resterait, toutefois mobilisable et dont l'importance fonctionnelle pourrait se révéler dans des cas de stress exceptionnel. De faibles variations des niveaux de réserves s'observent chez certaines espèces ligneuses tempérées (Höll (1997) cité par Barbaroux (2002)), indiquant que la croissance de nouveaux tissus se produit plutôt sur les assimilats néo synthétisés. Compte tenu de la pérennité de cet organe, son pool de réserves est très probablement durable, à l'image du « old pool » défini par Lacointe *et al.* (1993a).

Sur les *pétioles*, en l'absence de demandes des fruits (ablation de tous les régimes), les teneurs en glucides totaux augmentent de 50% sur ce compartiment. Tous les glucides quelle que soit leur nature augmentent. Avec l'ablation du système racinaire qui provoque, rappelons-le, une baisse significative de la charge en fruits, les niveaux de réserves augmentent de 28% dans les pétioles. Cela touche les monosaccharides et le saccharose. L'amidon est à un niveau comparable à ceux des témoins. La différence observée entre le traitement 'ABLATION-RÉGIME' et le témoin pourrait amener à la capacité potentielle de stockage de ce compartiment. Cette comparaison indique qu'un tiers du saccharose qui pourrait être stocké dans les pétioles des feuilles est vraisemblablement utilisé directement pour le remplissage des fruits, la part relative d'amidon mobilisé s'élève à un peu moins de 70%. Par opposition au stipe, les réserves qui sont stockées dans les pétioles sont temporaires au sens de Haddad *et al.* (1994). Elles sont utilisées localement (réserves de proximité) avec un taux de renouvellement probablement plus rapide que sur le stipe, la mobilisation sur ceux-ci étant toujours plus intense sur ce compartiment que sur le stipe. Pour un phytomère donné (couple feuille-régime), les transferts de sucres pourraient être privilégiés entre la feuille source et le régime qu'elle axile. Dans le CHAPITRE 3-, le gradient décroissant des teneurs en saccharose sur les pétioles de feuilles de rang 9 à 24 montrerait qu'en fonction du stade de maturité du régime, les réserves sur les pétioles se videraient progressivement au profit des régimes que ces feuilles axilent. L'existence de connexions vasculaires privilégiées et directes entre une feuille et son régime pourrait conforter cette hypothèse. A chaque rang de feuille, la variabilité observée sur les réserves pourrait être, également, mise en relation avec le nombre de fruits en croissance. Ces hypothèses ne peuvent cependant pas être vérifiées en l'absence d'observations directes sur les flux de glucides entre organes.

Les différents glucides de réserve ont-ils des rôles spécifiques ? Les hypothèses émises sur l'amidon dans le *stipe* au cours du CHAPITRE 3- ne peuvent être confirmées. A mi-hauteur, la teneur en amidon reste, sur cette seconde expérience, à des niveaux très bas ($< 1 \text{ mg g}^{-1}$). L'application du traitement 'ABLATION-RACINE' occasionne un stress perceptible, transitoire, qui se traduit par une mobilisation courte et ponctuelle dans le stipe mais pas par une accumulation significative d'amidon décrite dans le CHAPITRE 3-. L'effet court et limité du stress provoqué par la mise en place du traitement pourrait s'expliquer par l'état de santé des arbres bien meilleur en mars 2002 (mise en place de l'Expérience 2-) qu'en octobre 2001 (mise en place de l'Expérience 1-). Sur les *pétioles*, le saccharose et l'amidon participeraient au remplissage des fruits.

Les réserves du stipe seraient pérennes et subissent des variations saisonnières de faible amplitude dans nos conditions de culture. A ce titre, le rôle potentiel des réserves du stipe est difficile à cerner dans nos conditions. Les pétioles participent très clairement au remplissage des fruits, notamment lorsque ceux-ci sont en nombre important.

Le compartiment « réserves » représente-t-il un réservoir tampon ? Comme le montrent les quelques exemples qui suivent sur plantes ligneuses tempérées, la dynamique et la régulation temporelle du stockage reste complexe et peut être très différente en fonction de la nature des glucides. Les fluctuations des teneurs en monosaccharides sont moins régulières chez le chêne que celles des teneurs en saccharose (Gibbs (1940), cité par Kozłowski et Keller (1966)). Dans le bois de jeunes *Quercus robur* et *Robinia pseudoacacia*, en septembre, la grande majorité des sucres solubles sont des monosaccharides ; cette teneur va, en janvier, doubler voire tripler, parallèlement la teneur en saccharose est alors multipliée par 12.

Chez le cocotier, la mise en réserve et la mobilisation touchent au même moment le stipe et les pétioles. En première approche ces processus sont périodiques mais d'intensité variable. Au cours de notre période d'observation, deux périodes de mobilisation apparaissent très nettement. Les causes de cette mobilisation ne semblent pas être de même nature. La première phase de mobilisation intervient dès le début de la saison sèche 2002 puis se poursuit bien au-delà (jusqu'en décembre 2002). En premier examen, elle pourrait s'expliquer par des conditions climatiques défavorables et une plus faible assimilation (liée à une faible pluviométrie). La seconde phase de mobilisation précède la saison humide de 2003. Elle est plus intense sur les pétioles que la première phase de mobilisation, moins intense sur le stipe. Cette mobilisation se produit parallèlement à une augmentation significative de la charge en fruits qui se traduit ou va se traduire par une augmentation de la demande de ce compartiment. Cette demande pourrait être satisfaite, en partie, par des réserves spatialement proches. Cette hypothèse de fonctionnement expliquerait la mobilisation observée alors sur les pétioles. En condition d'assimilation limitée, l'intensité de la mobilisation sur le stipe et les pétioles est plus élevée, révélant le rôle supplétif du compartiment « réserves ».

A l'échelle de la plante entière, en conditions d'assimilation carbonée limitée, les évolutions des demandes non satisfaites par la seule photosynthèse et les variations de stocks sont périodiques : ils varient de la même façon, présentant des maxima et des minima à peu près simultanés. Cette observation confirme clairement le rôle tampon et de complément en carbone que jouent les réserves qui seront sollicitées en fonction de l'intensité des besoins. Chez le pommier, par exemple, les réserves fournissent 20% des besoins en carbone d'une jeune pousse en croissance lorsque la production photosynthétique demeure insuffisante (Wibbe & Blanke, 1995).

En conditions optimales de culture, les réserves représentent bien un réservoir tampon, suppléant une assimilation à des niveaux faibles en conditions de saison sèche ou insuffisante (limites physiologiques atteintes), notamment en période de très forte demande énergétique.

Nous allons tenter dans le chapitre qui suit de dégager, plus précisément, le déterminisme du processus de stockage (mise en réserve et mobilisation) à partir des principaux facteurs climatiques, à savoir le PAR, l'humidité relative et la température de l'air, la pluviométrie et à partir de facteurs internes à la plante simulés ou estimés dans ce chapitre, à savoir l'offre brute mensuelle simulée et les demandes estimées pour chaque compartiment liées à la croissance et aux besoins respiratoires. Nous

tenterons de vérifier par une approche de régressions multiples si les réserves jouent un rôle dans l'élaboration des composantes du rendement (nombre de fleurs femelles fécondées, taux de chute de jeunes noix immatures), variables clés qui conditionnent les niveaux de production.

- CHAPITRE 5 -

RÈGLES DE GESTION DU CARBONE DANS LA PLANTE

L'objectif de ce cinquième et dernier chapitre est de dégager des règles de gestion du carbone chez le cocotier, notamment celles qui régissent le processus de stockage. Il s'agit de faire ressortir les corrélations qui relient, pendant toute notre période d'observation, les niveaux observés en réserves et leurs variations aux principaux facteurs climatiques mais aussi aux contraintes internes de la plante telles que la quantité d'assimilats disponibles (ou l'*Offre* brute, exprimée en équivalent glucose par cocotier) ainsi que les besoins énergétiques de la plante nécessaires à sa croissance (exprimés en équivalent glucose par cocotier). Les moteurs du processus de stockage en fonction de la modification du rapport sources/puits sont recherchés sur la base des corrélations les plus significatives. Par ailleurs, les facteurs qui influencent le nombre de fleurs femelles fécondées par régime et la chute prématurée des noix en cours de remplissage, paramètres déterminants sur les niveaux de production, sont examinés.

5.1- MATÉRIELS et MÉTHODES

Données utilisées

Nous travaillons dans ce chapitre sur les trois traitements pour lesquels une demande du compartiment fructifère pouvait être estimée, à savoir les témoins, les traitements 'ABLATION-RACINE' et 'ABLATION-FEUILLE'.

Les variables que nous cherchons à expliquer sont, pour le compartiment « réserves », les niveaux de réserves (teneur en glucides totaux, exprimée en mg g^{-1}) et l'intensité de leurs variations (en $\text{mg g}^{-1} \text{mois}^{-1}$). Ces deux variables sont calculées à partir des mêmes mesures, et peuvent apparaître redondantes. Cependant, la première mesure directement un état à un moment donné; elle est probablement moins sensible que l'autre à des variations des facteurs étudiés. La seconde est *a priori* plus réactive, mais elle est construite à partir d'une différence entre deux mesures d'état successif, se réfère à une durée et cumule leurs incertitudes respectives. A ce titre, on peut supposer que ces deux variables apportent une information complémentaire et que chacune d'entre elles présente des avantages propres pour expliciter telles ou telles relations. Pour le compartiment fructifère, nous cherchons à expliquer le nombre de fleurs femelles différenciées et fécondées par inflorescence et le taux de chute des noix avant maturité, ces deux variables conditionnant fortement les niveaux de production de la plante.

Les variables explicatives sont les principales variables climatiques, à savoir le rayonnement photosynthétiquement utile (*PAR*), l'humidité de l'air (*HR*) et sa température (T°), la pluviométrie du mois $n-1$ (*Pluvio n-1*). Nous avons au préalable vérifié l'indépendance de ces quatre variables explicatives en recherchant des corrélations entre elles (cf. annexe 6-). Pour la plante, les principales variables qui décrivent ses contraintes internes sont l'offre en carbone (*Offre*) et les besoins en terme d'énergie de la plante liés à ses croissances végétative (*CroisVeg*) et reproductive (*CroisRepro*), calculées dans le CHAPITRE 4-.

Description du modèle utilisé

Le modèle utilisé est linéaire :

$$Y = a_1 x_1 + a_2 x_2 + a_3 x_3 + \dots + a_n x_n + C$$

Où y est la variable à expliquer

Où $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$ sont les variables explicatives

Où $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$ sont les coefficients de régression

Où C est une constante

Mise en œuvre

Toutes nos régressions multiples ont été calculées à l'aide du logiciel STATBOX (version 6,5, Grimmersoft).

Notre travail d'analyse se décompose en deux étapes :

- (i) L'option « *best subset* » de STATBOX permet de trouver le meilleur modèle comportant le moins de variables explicatives. Par exemple, avec au départ 4 variables climatiques explicatives, le logiciel évalue toutes les combinaisons de 3 variables parmi 4, de 2 variables parmi 4, etc. Les différentes solutions possibles sont présentées et sont associées à un R^2 ajusté. Il s'agit alors de trouver un compromis entre la simplicité du modèle (c'est-à-dire le moindre nombre de variables que l'on intègre au modèle) et son pouvoir explicatif (plus le R^2 ajusté est élevé, plus le pouvoir explicatif du modèle est important, pour un même ddl). Dans le cadre d'une régression multiple, le meilleur modèle est le plus compact. La méthode utilisée dans ce cas est probablement plus efficace que les méthodes pas à pas ;
- (ii) Une fois le modèle le plus compact déterminé, le traitement (régression multiple et analyse de variance) est refait avec les variables les plus significatives. Le R^2 et le R^2 ajusté indiquent, alors, la part de variance expliquée par le modèle, la probabilité P permet de savoir si, globalement, le modèle est statistiquement significatif. Pour chacune des variables explicatives, la valeur t de Student et sa probabilité permettent de savoir si ces variables participent d'une manière significative à l'explication du modèle global.

Pour le compartiment « réserves », ces étapes ont été systématiquement répétées, pour chaque traitement, aux échelles de l'arbre entier, du stipe et des pétioles et pour chaque variable à expliquer, avec comme variables explicatives (i) le climat seul, (ii) les « contraintes internes de la plante » seules et enfin (iii) l'ensemble « climat + contraintes internes de la plante ».

D'après Coomans (1975), la différenciation sexuelle des fleurs, qui déterminera le nombre de fleurs femelles différenciées et fécondées, se produit au sein du méristème apical 12 mois avant la nouaison. Afin de balayer cette période potentielle et probable de différenciation et de cerner plus précisément la ou les période(s) la plus sensible aux variables testées, nos traitements de données sont réalisés systématiquement tous les mois en remontant jusqu'au quatorzième mois qui précède la nouaison.

Le taux de chute, qui se détermine sur une période courte consécutivement à la nouaison (en moyenne 2 mois), est relié directement aux variables qui caractérisent le mois au cours duquel s'est

produite la nouaison du régime.

5.2- RÉSULTATS

5.2.1- Les moteurs du processus de stockage

Les tableaux 5-1 et 5-2 présentent les équations des régressions multiples retenues sur la base d'un R^2 significatif, à deux échelles spatiales, la plante entière et les deux compartiments principaux de stockage, le stipe et les pétioles.

A l'échelle de la plante entière

A l'échelle de la plante entière, pour le témoin (tableau 5-1), 55% de la variabilité observée pour les niveaux de réserve peuvent s'expliquer par l'effet conjugué de variables climatiques et physiologiques ($P < 0,001$). Les niveaux de réserves sont corrélés positivement à la pluviométrie et à la croissance végétative et négativement à la croissance du compartiment fructifère. Ces résultats corroborent en partie les résultats présentés dans le CHAPITRE 4-. Les niveaux de réserves seraient plus élevés en saison des pluies qu'en saison sèche alors que la croissance du compartiment fructifère est moins élevée. En effet, nous avons pu constater que pendant cette saison, la charge de fruits en cours de remplissage portés par l'arbre tend à être plus faible, la demande de ce compartiment devrait être moins importante. Par ailleurs, la croissance des compartiments végétatifs apparaît plus élevée, avec un rythme de mise en place des feuilles plus rapide.

Les variations de niveaux chez le témoin (tableau 5-2) sont, comme les taux de réserves, corrélées positivement à la pluviométrie et à la croissance végétative, mais également à l'offre en carbone. Une mise en réserve s'observe en saison humide lorsque la croissance végétative et l'offre en carbone (ou photosynthèse) sont plus importantes. Ces résultats confirment les résultats présentés au CHAPITRE 4- ; à l'échelle de la plante entière, une mise en réserve plus intense s'observerait sur le témoin plutôt en saison humide. Ce modèle n'explique, cependant, que 38% de la variabilité observée. Cette faible part expliquée pourrait être liée au fait que les variations de niveaux à l'échelle de la plante entière sont, en règle générale, d'une faible amplitude et leurs valeurs affectées d'une double incertitude. Il devient alors difficile dans ces conditions de mettre en évidence des corrélations, même si des liens physiologiques entre ces variables existent.

Des niveaux plus hauts en réserves et une mise en réserve plus intense s'observeraient en saison humide alors que (i) la croissance du compartiment fructifère est moins élevée, laissant penser que ce compartiment est en compétition avec la mise en réserves et (ii) la croissance des compartiments végétatifs est plus importante, indiquant que croissance végétative et mise en réserves pourraient être deux processus concomitants, qui n'entreraient pas en compétition dans des conditions de cultures optimales. La mise en réserve est corrélée positivement avec l'offre en carbone.

Tableau 5-1 - Niveaux de réserves : Équations des régressions obtenues par sélection automatique de variables et test de l'effet des variables sélectionnées. Seules les régressions dont le R² est significatif sont présentées. (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p); Colonne Seuil : niveau de signification du R²).

Traitements	C	HR	T°	Pluvio (n-1)	offre	croisrepro	croisveg	R ²	Seuil
(A) pour la PLANTE ENTIÈRE									
Témoin	-4,438	-	0,372 (ns)	0,0057 (**)	-	-0,0004 (***)	0,0007 (***)	0,55	***
(B) sur le STIPE									
Témoin	-8,143	-	-	0,0867 (***)	-	-0,0031 (***)	0,009 (**)	0,51	***
(C) sur les PÉTIOLLES									
Témoin	201,58	-	17,05 (**)	-	-	-0,0061 (***)	-	0,40	***
'Ablation-Racine'	-765,006	-18,707 (***)	155,878 (***)	-0,523 (***)	-0,020 (***)	-	-0,058 (***)	0,62	***

Tableau 5-2 - Variations des niveaux : Équations des régressions obtenues par sélection automatique de variables et test de l'effet des variables sélectionnées. Seules les régressions dont le R² est significatif sont présentées. (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p); Colonne Seuil : niveau de signification du R²).

Traitements	C	HR	T°	Pluvio (n-1)	offre	croisrepro	croisveg	R ²	Seuil
(A) pour la PLANTE ENTIÈRE									
Témoin	- 8,049	-	-0,606 (ns)	0,015 (**)	0,0003 (**)	- 0,0001 (ns)	0,0010 (**)	0,38	*
(B) sur le STIPE									
Témoin	-98,186	-	-7,190 (ns)	0,147 (**)	0,003 (*)	-	0,0146 (**)	0,32	*
'Ablation-Feuille'	251,131	8,660 (**)	-62,510 (***)	0,229 (**)	0,016 (***)	-	-	0,75	***
(C) sur les PÉTIOLLES									
'Ablation-Racine'	217,796	-13,496 (*)	46,467 (*)	-	-0,004 (ns)	-0,0055 (ns)	-	0,32	*
'Ablation-Feuille'	-74,744	- 5,102 (*)	20,346 (**)	-	-	-	-	0,45	**

Pour le stipe

Sur le stipe des témoins, les *niveaux de réserves* (tableau 5-1) sont corrélés, comme à l'échelle de la plante entière, positivement à la pluviométrie et à la croissance végétative et négativement à la croissance du compartiment fructifère. La pluviométrie et la croissance reproductive sont dans ce cas deux facteurs prépondérants. Les niveaux de réserves sont élevés lorsque la pluviométrie est intense donc, *a priori*, peu limitante et lorsque la croissance du compartiment fructifère est moins intense.

Les résultats concernant les *variations de niveaux* sur le stipe (tableau 5-2) sont également conformes à ceux présentés à l'échelle de l'arbre entier. Ces variations sont corrélées positivement avec la pluviométrie, l'offre en carbone néo synthétisé et la croissance végétative. Ce modèle n'explique, cependant, que 32% de la variabilité observée. Cette faible part expliquée pourrait s'expliquer comme pour la plante entière.

En conditions d'*assimilation limitée* (traitement 'ABLATION-FEUILLE'), les variations de niveaux sont corrélées positivement avec l'humidité de l'air, la pluviométrie et l'offre en carbone, négativement avec la température moyenne de l'air (tableau 5-2). Une mise en réserve intense se produit sur le stipe alors que la température est fraîche, l'humidité du sol et de l'air élevée et une offre en carbone élevée. Nos résultats montrent que ce traitement semble plus sensible aux conditions climatiques que ne l'était le témoin. Dans de telles conditions, la température moyenne de l'air et l'offre en carbone deviennent deux facteurs prépondérants. Par ailleurs, les variations plus importantes des niveaux de réserves (cf. figure 4-3 (D) (CHAPITRE 4-)) pourraient expliquer le R^2 élevé (0,75) obtenu. Ces résultats confirment le rôle plus marqué des réserves en conditions d'assimilation réduite et leur rôle de « tampon ».

Pour le pétiole

Les *niveaux de réserves* sur le témoin (tableau 5-1) sont corrélés positivement avec la température de l'air et négativement avec la croissance du compartiment reproducteur. Nos résultats sous-tendent clairement que lorsque la croissance du compartiment fructifère est forte, l'accumulation de glucides dans les pétioles est faible. Nous avons, en effet, montré dans le CHAPITRE 4- que cette situation se rencontrait dès mars 2003 alors que la charge en fruits augmentait de façon significative, parallèlement les niveaux de réserves sur les pétioles chutaient significativement. Ces résultats viennent corroborer en partie les résultats exposés au CHAPITRE 4-.

Lors d'une *ablation d'une partie du système racinaire*, les *niveaux de réserves* sont corrélés positivement à la température, comme sur le témoin, et négativement à l'humidité moyenne de l'air, à la pluviométrie, à l'offre en carbone et à la croissance végétative. Mis à part la température, les autres facteurs requis pour maintenir des niveaux en réserves sur les pétioles dans ce cas sont sensiblement différents du témoin. Les conditions climatiques ne sont pas strictement celles de la saison chaude et humide, l'humidité de l'air et la pluviométrie n'étant pas à des niveaux élevés. L'offre en carbone est alors moins intense ainsi que la croissance végétative. Nous avons pu constater dans le CHAPITRE 4- que la charge en fruits sur ce traitement était significativement réduite par rapport au témoin, que la croissance végétative n'était *a priori* pas altérée. Les impacts sur la croissance du système racinaire dans le cadre de cette étude n'ont pas été directement mesurés ; notre calcul de la demande est basé sur l'hypothèse forte que la croissance du système racinaire est supposée identique à celle des témoins, cela reste très incertain. Les résultats obtenus sont donc difficiles à expliquer.

Les variations de niveaux sur les pétioles (tableau 5-2) sont corrélées significativement pour deux situations, en conditions d'assimilation carbonée limitée et lors d'une ablation d'une partie du système racinaire. Dans ces deux cas, les variations de niveaux sont corrélées positivement à la température moyenne de l'air et négativement à l'humidité moyenne de l'air.

En conclusion, la température moyenne de l'air apparaît comme une variable commune à toutes les situations sur le stipe et les pétioles. Elle est plus basse lors du remplissage du stipe, élevée lors du remplissage des pétioles, laissant penser à un léger décalage dans le temps du remplissage de ces deux compartiments. Cependant, la gamme de températures moyennes comprise entre 22 et 27°C sur notre site d'étude, reste non critique sur le plan physiologique; il est peu probable que ce facteur soit physiologiquement déterminant. En revanche, l'alimentation hydrique et l'offre en carbone conditionnent fortement la mise en réserve sur le stipe. Lorsque l'offre en carbone est limitée, ce facteur est d'autant plus prépondérant.

5.2.2- Les facteurs d'impacts sur les principales composantes du rendement : le nombre de fleurs femelles fécondées et le taux de chute de noix immatures

Le nombre de fleurs femelles fécondées par régime (nombre de nouaisons par régime)

Le tableau 5-3 présente les corrélations dont le R^2 est très à hautement significatif. Les variables les plus explicatives sont recherchées en remontant dans le temps, jusqu'à 14 mois avant la nouaison.

Bien que les modèles établis n'expliquent que 23 à 33% de la variabilité observée, ils permettent d'identifier deux périodes sensibles situées 11 mois avant la nouaison et entre 1 et 5 mois avant celle-ci. Ces deux périodes respectives correspondraient à la phase de différenciation sexuelle des fleurs (« phase 1 »), intervenant 10 à 12 mois avant la nouaison et à la phase de différenciation des ovaires et du périgone, déterminante sur la fertilité des fleurs (« phase 2 »). Ces phases, définies toutes deux par Coomans (1975), seraient déterminantes sur les niveaux de récolte, 10 à 12 mois après la nouaison du régime.

Pendant la phase 1, le nombre de fleurs femelles fécondées est corrélé, 11 mois avant la nouaison, positivement avec la pluviométrie, avec l'offre en carbone, et la croissance du compartiment végétatif et négativement avec la croissance du compartiment reproducteur. A cet instant, un nombre plus élevé de fleurs femelles différenciées s'expliquerait par ordre d'importance par une offre en carbone à des niveaux élevés, une pluviométrie plutôt abondante, la croissance du compartiment fructifère qui s'infléchit, en revanche, la croissance végétative qui est élevée. Les niveaux de réserves n'apparaissent pas comme une variable déterminante.

Tableau 5-3 - *Nombre de fleurs femelles fécondées* : Équations des régressions obtenues par sélection automatique de variables et test de l'effet des variables sélectionnées entre 1 et 13 mois avant la nouaison. Seules les régressions dont le R² est très à hautement significatif sont présentées. (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p); Colonne Seuil : niveau de signification du R²).

Nombre de fleurs femelles		C	HR	T°	pluvio	offre	Réserve-S	Réserve-P	croisrepro	croisveg	R ²	Seuil
Phase 1-	11 mois avant	-55,927	-	-	0,0593 (***)	0,0015 (***)	-	-	-0,0010 (*)	0,0038 (*)	0,28	***
Phase 2-	1 mois avant	-70,811	-	3,8723 (ns)	-	-	-0,1988 (ns)	-	0,0021 (*)	-	0,27	**
	2 mois	-43,571	-	-	-	0,0013 (***)	-	-0,0771 (ns)	-	0,0050 (ns)	0,26	**
	3 mois	115,537	-	-7,763 (*)	0,0363 (ns)	0,0016 (**)	-0,309 (*)	-	-	0,0080 (*)	0,33	**
	5 mois	220,912	-	-12,787 (***)	0,0474 (*)	0,0016 (**)	-	-	-	0,0081 (*)	0,23	***

Tableau 5-4 - *Taux de chute des noix immatures*: Équations des régressions obtenues par sélection automatique de variables et test de l'effet des variables sélectionnées entre 1 et 13 mois avant la nouaison. Seules les régressions dont le R² est très à hautement significatif sont présentées. (ns = non significatif ; * = significatif (0,05>p>0,01) ; ** = très significatif (0,01>p>0,001); *** = hautement significatif (0,001>p); Colonne Seuil : niveau de signification du R²).

Taux de chute	C	HR	T°	pluvio	offre	Réserve-S	Réserve-P	Nb de fleurs	Durée	croisrepro	croisveg	R ²	Seuil
Mois courant	0,786	-	-	-0,0016 (***)	-0,00003 (***)	-	0,0013 (ns)	0,0282 (***)	-0,0586 (*)	-	0,00004 (ns)	0,80	**

Pendant la phase 2, entre 1 et 5 mois avant la nouaison, le nombre de fleurs femelles fécondées est corrélé positivement avec l'offre carbonée et la croissance végétative, négativement avec la température. Une offre en carbone plus élevée est le facteur prépondérant.

Le taux de chute de noix immatures

Le taux de chute de noix immatures (tableau 5-4) est corrélé positivement au nombre de fleurs femelles fécondées par régime et négativement à la pluviométrie, à l'offre et à la durée de la période de chute. Le taux de chute est d'autant plus important que l'offre en carbone est moins élevée, la pluviométrie moins intense et la période de chute courte, le nombre de fleurs femelles fécondées élevé. On peut constater que ce deuxième point de régulation est très sensible à l'offre en carbone (du mois courant) et dépend du nombre de noix à remplir.

L'offre carbonée et, secondairement, l'alimentation en eau, apparaissent comme des facteurs limitants du nombre de fleurs femelles différenciées puis fécondées et, à terme, du nombre de noix récoltées. Celui-ci sera moins élevé si l'offre est faible. Les niveaux de réserves aussi bien sur le stipe que sur les pétioles, ne sont pas, dans ces cas, déterminants.

5.3- DISCUSSION

Quelles sont les conditions d'une mise en réserve et de niveaux de réserves hauts chez un cocotier?

Par ordre d'importance, une assimilation en carbone intense et une diminution de la croissance du compartiment fructifère sont les principales conditions qui favoriseraient une mise en réserve chez un cocotier. Le carbone qui est moins consommé par les fruits serait alors orienté vers le compartiment « réserves ». *Ce compartiment ne serait pas prioritaire.*

Il est par ailleurs intéressant de constater que le processus de stockage se produit parallèlement à une intensification de la croissance végétative. Nous émettons l'hypothèse que cette intensification se traduit par une augmentation de la masse et du volume de capacité de stockage des compartiments végétatifs. Ce résultat soulignerait le fait que les cellules de stockage que sont les cellules parenchymateuses, principalement du stipe et des pétioles, ont une capacité de stockage limitée. *Une augmentation des stocks de réserves ne peut se faire, entre autres, que si le volume du réservoir augmente.* Au cours de cette étude, aucun stress physiologique sévère n'a été perçu. Dans ce cas, il est possible que ces deux variables soient négativement corrélées ; l'énergie nécessaire à la croissance végétative pourrait être puisée en partie sur les réserves.

Dans nos conditions de culture, le compartiment « réserves » a-t-il un rôle spécifique ?

En conditions d'assimilation carbonée non limitante, les deux compartiments suivis, le stipe et les pétioles, participeraient tous les deux aux besoins liés à la croissance des fruits en cours de remplissage, leur rechargement en réserves étant conditionné, entre autres, par un infléchissement de la croissance du compartiment fructifère. *A ce titre, les réserves viennent bien suppléer l'assimilation carbonée et ont bien un rôle tampon.*

Deux points de régulation importants conditionnent les niveaux de récolte à venir et leur

régularité: le nombre de fleurs femelles fécondées et le nombre de noix immatures élaguées avant la maturité du régime. L'hypothèse émise dans le chapitre 3- selon laquelle des niveaux plus hauts en réserves pourraient être la cause d'une différenciation accrue de fleurs femelles au sein du méristème n'est pas confirmée par nos résultats. Nous montrons précisément dans ce cas que, lors des phases de différenciation sexuelle des fleurs et d'acquisition de la fertilité, un facteur est prépondérant, l'assimilation en carbone. *Les niveaux de réserves ne semblent pas avoir un rôle direct et déterminant sur le nombre de fleurs femelles fécondées.*

Par ailleurs, nos résultats montrent que le taux de chute sur un régime est clairement conditionné par le taux de photosynthèse de la plante, l'alimentation hydrique de la plante et le nombre de fleurs femelles fécondées. *Les niveaux de réserves, comme précédemment, ne semblent pas avoir un rôle direct et déterminant sur le taux de chute de noix immatures.*

De nombreuses espèces fruitières tempérées (parmi lesquelles le pommier (Murneek, 1933 ; 1942 ; Wibbe & Blanke, 1995)) et tropicales ou sub-tropicales (telles que le manguier (Davie *et al.*, 2000) ; l'oranger (Cameron & Schroeder, 1945) ; l'avocatier (Cameron & Borst, 1938) ; le pistachier (Crane *et al.*, 1976)) présentent des irrégularités de production importantes. Cependant les mécanismes en cause peuvent être différents d'une espèce à une autre et mettraient en jeu, selon toute vraisemblance:

- (i) Une régulation trophique l'année n jouant sur la différenciation des boutons floraux de cette même année, conditionnant le niveau de récolte de l'année $n+1$. Pour le pommier par exemple, le nombre de boutons floraux est plus ou moins important d'une année sur l'autre. Cela s'expliquerait par une forte mobilisation des réserves pendant les années de forte production, qui limiterait alors l'initiation des nouveaux boutons floraux (Wibbe & Blanke, 1995).
- (ii) Une régulation hormonale (année n) jouant sur l'abscission de boutons floraux et de jeunes fruits (année n). Pour le pistachier, une année de forte production ne se traduit pas par une forte mobilisation des réserves cette année-là, leur niveau est stable mais une abscission de boutons floraux est alors très importante, notamment lors du remplissage des noix (Crane *et al.*, 1976). L'hypothèse d'une substance hormonale produite par les feuilles induisant l'abscission est alors avancée. Chez le cocotier, Vijayaraghavan *et al.* (1989) montrent que certains régulateurs de croissance permettent de limiter significativement la chute précoce de fruits. L'hypothèse d'un signal hormonal chez le cocotier est donc plausible. De plus, chez le Pistachier, un ajustement se produit afin que production de carbone au niveau des feuilles et demande des noix en cours de remplissage s'équilibrent (Crane *et al.*, 1976). Les réserves, dans ce second cas de figure, apparaissent alors comme une source secondaire.

Au regard de la gestion du carbone dans la plante, le cocotier serait proche du pistachier: pas de forte mobilisation des réserves, une régulation du nombre de fleurs femelles fécondées et du nombre de fruits en cours de remplissage (chute de jeunes noix), un ajustement « direct » entre la source photosynthétique et les demandes des fruits en cours de remplissage (ajustement apparent du taux de photosynthèse).

Par ailleurs, la photosynthèse représente la source de carbone prépondérante et ce quelle que soit la période de l'année. Les réserves apparaissent, dans nos conditions optimales de cultures, comme une source de carbone plutôt secondaire, peu sollicitée.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Synthèse des résultats obtenus

Chez les espèces tempérées, notamment pour les arbres fruitiers, la constitution de réserves glucidiques et leur utilisation sont principalement associées à un cycle annuel soumis aux alternances saisonnières. Les réserves se constituent avant la saison hivernale. Elles permettent ensuite le redémarrage de la végétation au printemps avant la mise en place des feuilles. Elles peuvent secondairement constituer un « volant de sécurité » en cas de stress.

Le cocotier présente, au contraire, des croissances végétative et reproductive continues, et il produit des noix dont le nombre est déterminé plusieurs mois avant leur croissance. La rythmicité n'est pas simple, et les incidences des aléas sont fortement décalées dans le temps. Ceci rend plus difficile la distinction du rôle respectif des différents facteurs impliqués dans la croissance, la production, et les variations des réserves carbonées.

Sur notre site d'étude, cette culture rencontre des conditions climatiques alternativement pluvieuses et non pluvieuses, mais toujours proches de l'optimum de végétation.

Les objectifs de cette étude étaient de décrire la nature biochimique des réserves stockées, leur importance quantitative et leur localisation, de suivre leur évolution saisonnière en relation avec les croissances végétative et reproductive et, enfin, au vu de ces différents éléments, de tenter de définir leurs rôles dans le fonctionnement du cocotier.

Les principaux éléments dégagés peuvent se résumer dans les paragraphes qui suivent :

A l'échelle de la plante entière, la quantité totale de glucides non structuraux représente 8% de la biomasse sèche totale. Son importance quantitative n'est donc pas négligeable.

Le saccharose en est la principale forme. Il en représente environ plus des quatre cinquièmes, quelles que soient la partie de la plante ou la saison de culture. Il est présent notamment dans le stipe. Les quantités représentées indiquent qu'il n'est pas seulement une forme de transport, mais qu'il joue bien un rôle de réserve. La non implication directe de ce stock dans la réactivité de la plante aux traitements appliqués confirme par ailleurs qu'il n'intervient pas dans les équilibres métaboliques. Cette forme de réserve principale, moins fréquemment rencontrée que l'amidon, se retrouve chez plusieurs espèces (*Saccharum officinarum* ; *Sorghum saccharatum* ; *Beta vulgaris*).

L'amidon, fréquemment rencontré chez de nombreuses plantes supérieures, apparaît chez le cocotier comme un glucide mineur de réserve. Il est principalement localisé dans la zone sous apicale du stipe, formant en ce point, une poche dont le volume peut être très variable d'un arbre à un autre. Cette variation reste un point mal cerné dans notre étude. Seules des hypothèses peuvent être avancées à ce stade de nos connaissances.

Les conditions expérimentales initiales (rétablissement du cocotier à la suite d'un stress pathologique) nous ont permis, au cours de la première année, d'observer la reconstitution des

réserves, pendant une période de convalescence affectant davantage la photosynthèse que la croissance reproductive. La teneur en amidon, peu représenté, varie alors très nettement, et pourrait constituer un bon indicateur d'un surplus temporaire en carbohydrates par rapport aux besoins. Kozlowski (1992) observe ce phénomène chez de nombreuses espèces ligneuses tempérées. Ce glucide contribuerait ensuite ponctuellement, après hydrolyse, à atteindre à nouveau une productivité optimale.

Les monosaccharides (glucose + fructose), représentent un apport d'énergie directement utilisable dans tous les processus biologiques, davantage qu'une forme de réserve. Ils sont présents à des niveaux toujours plus bas que le saccharose, notamment dans le stipe, où ils représentent en général moins de 15% des glucides totaux. Dans deux cas, nous avons pu observer une accumulation de ces glucides : (i) au début de l'expérience 1-, en situation de stress pathologique (ii) sur le traitement d'ablation des feuilles. Nous sommes chaque fois en conditions d'assimilation carbonée réduite, et les monosaccharides pourraient être les produits d'une réponse par hydrolyse de l'amidon.

Dans nos conditions optimales d'étude, ce pool de réserves varie peu. Ceci est manifeste sur nos deux expériences à partir de mars 2002. La stabilité du pool de réserves dans le stipe en particulier (12% de sa biomasse sèche totale), est notable quel que soit le traitement appliqué. Ce compartiment renferme des réserves peu sollicitées dans nos conditions de culture, mais qui pourraient être mobilisables dans des conditions plus difficiles. Lorsque les conditions de végétation restent favorables, la capacité de stockage des tissus pourrait se trouver limitée par leur anatomie, ce qui expliquerait une relation entre croissance du stipe et constitution de réserves, l'agrandissement du réservoir devenant nécessaire au stockage.

Même dans un état de faibles variations, le rôle tampon de ce pool nous paraît établi. Ainsi, en condition d'assimilation limitée, l'intensité de la mobilisation sur le stipe et les pétioles est plus élevée, révélant le rôle supplétif du compartiment « réserves ». Par ailleurs, périodes de forte assimilation en carbone et périodes de fortes demandes fructifères sont décalées dans le temps traduisant de fortes mobilisations des réserves essentiellement de proximité, localisées dans les pétioles. Ce rôle, dans nos conditions d'étude reste, cependant, secondaire, dans le sens où les réserves carbonées ne supportent jamais à elles seules la croissance de la plante, contrairement à ce qu'on observe chez des espèces tempérées à feuilles caduques (Frossard & Lacointe, 1988).

En résumé, un cocotier adulte accumule des réserves notables en saccharose, et secondairement en amidon. Ces réserves se constituent lorsque la photosynthèse excède la demande, dans la mesure où le réservoir (le stipe surtout) a cru suffisamment pour les accumuler. Faute de cela, la photosynthèse s'ajuste à la demande. Les réserves carbonées sont sollicitées en périodes de faible assimilation et de forte demande.

Dans nos conditions d'étude, les réserves ne semblent pas jouer un rôle dans la régulation de la production des noix. La production, qui varie selon la saison, est déterminée par le nombre de noix par régime récolté. En cours de croissance, le nombre de fruits portés par un régime peut répondre à des équilibres source/puits mais il semble, avant tout, régulé précocement au cours de deux étapes, au moment de la différenciation des fleurs et au début de la croissance des noix. Les réserves présentes ne semblent pas intervenir dans les équilibres qui contrôlent cette régulation. Par la suite, la croissance des noix ne semble guère limitée par la disponibilité en glucides.

Nécessité d'élargir la base expérimentale

1- Dans la mesure même où l'utilisation de réserves carbonées est supposée assurer un appoint à la photosynthèse dans les situations de contrainte durable plutôt que de s'inscrire dans les phases du cycle de la plante, il apparaît évident que des conditions de culture constamment favorables limitent l'explicitation du rôle de ces réserves. La consolidation des hypothèses avancées suppose que l'on se place dans des conditions de contrainte durable, d'occurrence assez régulière pour être certain de les rencontrer.

Une première voie est d'utiliser les situations géographiques présentant de forts contrastes saisonniers, de façon à observer un fonctionnement discontinu dans le temps. Les « zones de culture à saison sèche de périodicité et d'intensité à peu près régulière avec un déficit hydrique annuel fort, entraînant une chute significative du rendement tous les ans et avec une interruption de récoltes pendant plusieurs mois » définies par Bonneau (1998) se prêteraient bien à ce type d'étude. Encore faudrait-il pouvoir accéder à un site expérimental réunissant les conditions de suivi nécessaire. Une autre limite de cette approche est qu'on ne pourrait disposer d'un témoin soustrait à la contrainte.

Une alternative serait de créer de telles conditions sur notre site. Pour des raisons d'architecture de plante, il n'est pas possible sur le cocotier d'isoler physiquement un phytomère (feuille + régime) par annelations, comme cela peut être fait sur des fruitiers ligneux, pour en faire un objet d'étude commode. On peut en revanche travailler au niveau d'une plante entière en pratiquant un ombrage assez sévère pendant plusieurs mois, afin de caractériser, en référence à un témoin, les variations de stocks glucidiques et celles des composantes du rendement. Il serait nécessaire alors de suivre séparément les différents régimes de noix, qui seraient soumis à la contrainte pendant des périodes différentes de leur croissance.

2- De la même façon, notre travail n'a porté que sur un écotype de cocotier. L'examen de la littérature nous signale une diversité de morphologie, particulièrement pour la taille du stipe, réservoir principal de réserves, et de la productivité, représentant la demande carbonée à satisfaire. On peut s'attendre à ce que les relations source - puits et le comportement du cocotier soient très variables à travers les collections disponibles. La prise en compte de cette variabilité élargirait considérablement le schéma de fonctionnement proposé.

L'analyse de la diversité génétique, d'une part, et de la diversité climatique des grandes situations agro écologiques évoquées par Bonneau (1998), de l'autre, pourrait être une base pour dégager des pistes de sélection adaptées à chacune de ces situations.

Bien entendu, de telles investigations systématiques supposent une maîtrise d'approche méthodologique simplifiée pour l'acquisition de jeux de données pertinents et conséquents, et la mise au point d'un modèle performant afin de proposer des pronostics fiables.

Voies d'adaptation et d'enrichissement des outils d'investigation

1- Notre protocole initial d'échantillonnage devait être large et systématique, car nous ne pouvions présumer de la localisation des réserves chez le cocotier. Il nous a permis d'établir une première série de traits, mais s'avère trop lourd pour être reproduit sur différentes situations. Les premiers éléments réunis doivent permettre de l'alléger : les principaux compartiments de stockage

sont identifiés et, au sein de ceux-ci, les points de prélèvement importants pour rendre compte de l'évolution des réserves. Les deux compartiments végétatifs principaux sont le stipe et les pétioles des feuilles. Ils stockent à eux deux environ 70% des réserves totales d'un cocotier adulte. Sur le stipe, les points majeurs à prendre en compte sont en partant de sa base, un point au milieu de la première moitié du stipe, puis à mi-hauteur et au-delà un point de prélèvement tous les mètres en remontant le long du stipe jusqu'à la zone sous apicale.

2- Mesurer les teneurs en glucides dans les principaux compartiments de stockage et suivre leur évolution ne nous a pas permis de pousser dans la compréhension des transferts de carbone entre organes sources et organes puits.

Pour suivre les flux de carbone dans la plante, le marquage isotopique (au ^{13}C , isotope stable) des réserves carbonées représente une alternative *a priori* intéressante. Suivre les mises en réserves et les mobilisations, et discriminer précisément la part de carbone allouée aux puits venant des réserves de celle néo-synthétisée deviendrait alors possible. Cette méthode nous semble cependant très difficile à mettre en œuvre dans des conditions naturelles de culture, et qui plus est, sur des cocotiers adultes (faisant notamment plusieurs mètres de haut et présentant des couronnes foliaires de très grande envergure).

En revanche, une étude enzymatique couplée aux méthodes classiques mises en place dans cette première étude nous semble plus facile à mettre en œuvre. Les activités d'enzymes clés du métabolisme des glucides peuvent être associées à des changements d'état, mais aussi à des flux de carbone plus ou moins intenses, et ainsi refléter la force des puits de stockage ou d'utilisation dans lesquels elles sont recherchées.

Il est admis que les puits sont alimentés en carbone, en général, par les sources les plus proches (Wardlaw, 1990). Cette étude pourrait porter principalement sur des entités proches topologiquement (i.e. couple feuille-fruit axilé, zone sous apicale et méristème). Compte tenu de la nature des glucides accumulés chez le cocotier, il serait pertinent de rechercher et de suivre l'activité des enzymes intervenant dans le métabolisme du saccharose, telles que la Saccharose Phosphate Synthase (SPS), responsable de la synthèse du saccharose, et des Invertases (vacuolaire et pariétale), responsables toutes deux de l'hydrolyse du saccharose en glucose et en fructose ; plus spécifiquement et localement (dans la zone sous apicale du stipe), l'on pourrait s'intéresser aux enzymes intervenant dans le métabolisme de l'amidon, l'Amidon Synthase et l'ADP Glucose Pyrophosphorylase, intervenants toutes deux dans la synthèse de l'amidon, et les Amylases totales, responsables de son hydrolyse.

3- Afin de vérifier les hypothèses de rétroactions entre la source photosynthétique et la demande, des mesures de photosynthèse foliaire deviennent essentielles. Ces ajustements se font dans des limites qu'il serait intéressant de connaître. Des mesures de photosynthèse foliaire pourraient être entreprises sur les traitements les plus pertinents tels que les traitements 'ABLATION-REGIME' et 'ELAGAGE-FEUILLE' avec différentes intensités d'élagage (allant d'intensité moyenne à forte).

Développement d'un outil d'intégration des processus identifiés

Un modèle de fonctionnement des *Arecaceae*, ECOPALM (Combres *et al.*, 2003) est en cours de développement. Mis au point sur palmier à huile, son adaptation au cocotier commence. Cet outil a

pour objectif la prévision saisonnière des récoltes en fonction du climat et, à terme, du génotype. Les informations acquises dans le cadre de notre travail devraient permettre d'affiner les concepts qu'il prend en compte pour décrire la gestion du carbone néo-synthétisé et stocké.

Dans ce modèle, le peuplement est considéré comme un arbre moyen. Les processus de photosynthèse et de transpiration sont calculés sur l'ensemble du couvert. L'allocation de carbone se fait par « grands » compartiments, végétatif et fructifère. Celle-ci est prioritaire vers les compartiments végétatifs (feuilles + stipe + racines). En revanche, l'allocation de carbone vers le compartiment fructifère est régie par un indice de compétition (I_c), ratio entre l'offre en carbone néo-synthétisé et la demande énergétique totale de tous les puits. Cette approche est originale et se substitue aux coefficients d'allocation classiquement rencontrés dans beaucoup de modèles fonctionnels.

Un compartiment « réserves » existe déjà dans ECOPALM ; il est unique et de taille illimitée. L'allocation de carbone vers ce compartiment, gérée selon des règles très simples, est pilotée par l' I_c :

En conditions favorables, l' I_c prend des valeurs supérieures à 1. L'excès de carbone (carbone non utilisé pour la croissance et la respiration) est alors alloué aux réserves. Il y a alors mise en réserves ; ce processus a une faible priorité et apparaît comme passif puisque ce compartiment n'absorbe que le surplus de carbone non investi dans la croissance des compartiments végétatifs et fructifères. Cette représentation est classique et se retrouve dans de nombreux modèles (Le Roux *et al.*, 2001). Ce concept est probablement acceptable dans des conditions optimales de culture.

En conditions limitantes, l' I_c devient inférieur à 1. L'arbre mobilise alors une partie de ses réserves pour répondre à la demande. Cette mobilisation a un coût énergétique et ne compensera, d'autre part, qu'une partie de la demande potentielle qui sera, de fait, réduite. Le taux de mobilisation représente ici la différence entre la quantité de carbone néo-synthétisée et la somme des demandes des différents compartiments en croissance à laquelle on rajoute le surcoût lié à la mobilisation, qui reste un paramètre du modèle très empirique, difficile à évaluer expérimentalement.

Afin d'améliorer la gestion du carbone dans ECOPALM, sans complexifier outre mesure celui-ci, les améliorations suivantes pourraient être envisagées :

1- Il faudrait dimensionner le compartiment réserves en définissant une valeur seuil maximale. Dans la version actuelle du modèle, ce compartiment fait l'objet de variations quantitatives parfois très importantes, conduisant à son épuisement voire dans le cas contraire à son explosion. Ces résultats simulés ne s'accordent pas avec nos observations ;

2- De la même façon, on peut supposer qu'il existe une valeur seuil minimale, en dessous de laquelle l'arbre tout entier est mis en danger et la « réserve » n'est plus accessible. Cette valeur minimale atteinte, le carbone pourrait être alloué prioritairement aux compartiments végétatifs et au compartiment « réserves », la croissance des premiers stimulant le remplissage du second. Ce concept est en accord avec nos observations. Le compartiment fructifère ne serait que secondairement satisfait. Il est alors probable que cette limitation de l'apport de carbone vers les fruits pourrait engendrer des chutes plus importantes de noix immatures mais également une réduction du nombre de fleurs différenciées ;

3- Enfin, il conviendrait d'ajuster l'offre en carbone néo-synthétisé à la demande fructifère, à travers un coefficient calculé simplement, qui pourrait tenir compte de bornes physiologiques qu'il serait nécessaire de mesurer expérimentalement ou en reprenant une fonction décrivant la photosynthèse comme un processus piloté par la demande (i.e. modèle *VIMO* sur vigne ; Wermelinger *et al.*, (1991)). Cela permettrait d'autre part de limiter efficacement le remplissage parfois excessif du compartiment réserves.

Esquisse de bilan

Cette étude permet de nous éclairer, pour la première fois, sur la nature, la distribution et la dynamique des réserves carbonées au sein de cocotiers adultes, dans des conditions de culture optimales. Le rôle « tampon » des réserves carbonées face aux déséquilibres sources/puits, hypothèse de départ, est confirmé. Cependant, nos résultats montrent que le système est complexe. Découpler les mécanismes en jeu n'a pas été chose simple et n'a été que partiellement réalisé compte tenu du fonctionnement continu de cette plante. De nouvelles perspectives de recherches s'ouvriront avec des comparaisons de situations géographiques contrastées et des comparaisons de différents géotypes, qui devraient permettre, à terme, (i) l'identification de caractères d'intérêt pour l'amélioration génétique du cocotier et (ii) en agronomie, le développement d'outils de diagnostic physiologique de la culture et d'outils de prévision saisonnière des rendements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADJAHOUSSOU, D.F., 1983 - Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.), Thèse, Paris VII.

ALAOUI-SOSSE, B., PARMENTIER, C., DIZENGREMEL, P., BARNOLA, P., 1994 - Rhythmic growth and carbon allocation in *Quercus robur*, 1. Starch and sucrose, *Plant Physiol. Biochem.*, 32 (3): 331-339.

ALI, K., NIL, N., YAMAGUCHI, K., NISHIMURA, M., 1999 - Levels of non structural carbohydrate in leaves and roots and some characteristics of chloroplasts after application of different amounts of nitrogen fertilizer to peach seedlings, *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, 68 (4): 717-723.

ALLEN, R.G., PEREIRA, L.S., RAES, D., SMITH, M., 1998 - Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. FAO 56: 300 p.

ANONYME, 2001a - Filière cocotier: conjoncture et bilan de la recherche. *Plantations, recherche, développement*. N° spécial « regards sur les cultures pérennes » : 41-42.

ANONYME, 2001b - Modèle pour simuler la croissance et la production du cocotier. *Plantations, recherche, développement*. N° spécial « regards sur les cultures pérennes » : 43-46.

BAILEY, P., O'SULLIVANT, D., PERRY, C., 1977 - Effect of artificial defoliation on coconut yields in Papua New Guinea. *Papua New Guinea Agricultural Journal*, 28 (2-3-4): 39-45.

BARBAROUX, C., 2002 - Analyse et modélisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compréhension de la croissance de deux espèces feuillues *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica*. Thèse Université Paris XI - Orsay, 183 p.

BARBAROUX, C., 2002 - Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees, *Tree Physiology*, 22: 1201-1210.

BOEHRINGER, S.A., 1988 - D-glucose. In : *Chimie Alimentaire. Méthodes enzymatiques pour l'analyse agroalimentaire*. Boehringer Mannheim France, notice n° 273-CA: 4 p.

BONNEAU, X., 1998 - Recherches sur les facteurs limitant la production végétale en conditions de stress hydrique - Cas du cocotier à Gunung Batin (Indonésie) : Rôles du chlore dans l'économie de l'eau, Thèse, INA Pg, 195 p.

BORY, G., CLAIR-MACZULAJTYS, D., 1988 - L'étude des métabolites de réserve, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 135 (1): 5-8.

- BORY, G., CLAIR-MACZULAJTYS, D., 1991 - Les métabolites de réserves : un outil de perception de la physiologie de l'arbre entier, In : *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d'étude de l'arbre - Paris, France: 97-115.
- BORY, G., ASSINARE J-L., CLAIR-MACZULAJTYS, D., 1992 - Biologie intégrative, physiologie et gestion de l'arbre ornemental , cours ACL, Laboratoire de Physiologie de l'arbre, Université Paris 7, France: 179-184.
- BOSCAGLI, A., 1982 - The starch content in *Fraxinus ornus* L. during the yearly cycle. Histological observations, *Giorn. Bot. Ital.*, 116: 41-49.
- BOURDEIX R., N'CHO Y.P., LESAIN J.P., SANGARE A., 1990 - Une stratégie de sélection du cocotier *Cocos nucifera* L. I. Synthèse des acquis - *Oléagineux*, 45 (8-9): 359- 365.
- BRACONNIER, S., 1988 - Physiologie de la nutrition en chlorure chez le palmier à huile et le cocotier, Thèse, USTL, Montpellier II, 207p.
- BRACONNIER, S., d'AUZAC, J., 1989 - Effect of chloride deficiency in the field on coconut hybrid PB 121. *Oléagineux*, 44: 467-474.
- BRACONNIER, S., d'AUZAC, J., 1990 - Chloride and stomatal conductance in coconut. *Plant Physiology and Biochemistry*, 28: 105-111.
- BRACONNIER, S., BONNEAU, X., 1998 - Effects of chlorine deficiency in the field on leaf gas exchanges in the PB 121 coconut hybrid. *Agronomie*, 18: 563-572.
- CALVEZ, C, JULIA, J.F., NUCE de LAMOTHE M. de, 1985 - L'amélioration du cocotier au Vanuatu et son intérêt pour la région du Pacifique. Rôle de la station de Saraoutou - *Oléagineux*, 40 (10) : 477- 486.
- CAMERON, S.H., BORST, G., 1938 - Starch in the Avocado tree, *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 36: 255 - 258.
- CAMERON, S.H., and SCHROEDER, C.A., 1945 - Cambial activity and starch cycle in bearing orange trees, *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 46: 55-59.
- CANNELL, M.G.R., DEWAR, R.C., 1994 - Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling, *Adv. Ecol. Res.*, 25 : 59-114.
- CHAPIN, F.S., SCHULZE, E-D., MOONEY, H.A., 1990 - The ecology and economics of storage plants, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 423-447.
- CHERBUY, B., JOFFRE, R., GILLON, D. and RAMBAL, S., 2001 - Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex*, *Tree Physiology*, 21: 9-17.

- CHOLLET, M-M., SCHEIDECKER, D., BOULOUX, M., 1957 - Oses et holosides de l'*Elaeis guineensis* Jacq., C.R.Ac.Sci. T., 244 (15) : 2086-2088.
- COMBRES J-C., MIALET-SERRA I., BONNAL V., BARON C., FLORI A., DINGKUHN M., 2003 - ECOPALM, un modèle simple de simulation de la production mensuelle de cultures pérennes tropicales : exemple du palmier à huile. REA, 2^{ème} rencontres sur l'écophysiologie de l'arbre, La Rochelle, 8-12 décembre 2003, Communication orale.
- COOMANS, P., 1975 - Influence des facteurs climatiques sur les fluctuations saisonnières et annuelles de la production de cocotier, *Oléagineux*, 30 (4) : 153-159.
- CORLEY, R.H.V., 1983 - Potential productivity of tropical perennial crops, *Expl. Agric.*, 19: 217-237.
- CORNAIRE, B., DANIEL, C., ZUILY-FODIL, Y., LAMADE, E., 1994 - Le comportement du palmier à huile sous stress hydrique. Données du problème, premiers résultats et voies de recherche, *Oléagineux*, 49 (1) : 1-11.
- CRANE, J.C., CATLIN, P.B., AL-SHALAN, I., 1976 - Carbohydrate levels in the pistachio as related to alternate bearing, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 101 (4): 371-374.
- CRANE, J.C., AL-SHALAN, I., 1977 - Carbohydrate and nitrogen levels in Pistachio branches as related to shoot extension and yield, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 102 (4): 396-399.
- CRANSWICK, A.M., ROOK, D.A., ZABKIEWICZ, J.A., 1987 - Seasonal changes in carbohydrate concentration and composition of different tissue types of *Pinus radiata* trees, *New Zealand Journal of Forestry Science*, 17 (2/3): 229-245.
- CROISSETU, M., 2003 - Anatomie des différents organes du cocotier (*Cocos nucifera* L.) et localisation des réserves carbonées - Rapport de stage de Maîtrise de Biologie cellulaire et Physiologie option Physiologie Végétale Appliquée - USTL Montpellier II -51 p.
- DAVIE, S.J., STASSEN, P.J.C. & GROVE, H.G., 2000 - Starch reserves in the mango tree, *Acta Hort.*, 509: 335-346.
- DEJONG, T.M., WALTON, E.F., 1989 - Carbohydrate requirements of peach fruit growth and respiration, *Tree Physiology*, 5: 329-335.
- DE PURY, D.G.G., FARQUHAR, G.D., 1997 - Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big leaf models, *Plant, Cell, Environ.*, 20: 537-557.
- DEVEAU, A., 2003 - Etude de la photosynthèse du cocotier : paramétrage du modèle de photosynthèse de Farquhar à l'aide de mesures à l'échelle foliaire. Modélisation de la photosynthèse à l'échelle de la canopée. Mémoire de Magistère Interuniversitaire, Paris 6, 7 et Paris sud, ENS biologie-biochimie, 26 p.
- DICKMANN, D.I., KOZLOWSKI, T.T., 1969 - Seasonal variations in reserve and structural components of *Pinus resinosa* cones, *Amer. J. Bot.*, 56 (5): 515-520.

- DICKSON, R.E., 1989 - Carbon and nitrogen allocation in trees, *Ann. Sci. For.*, 46 suppl.: 631-647.
- DICKSON, R.E., 1991 - Assimilate distribution and storage. In: *Physiology of trees* eds. A.S. Raghavendra, a Wiley-Interscience Publication: 51 - 85.
- DUFRENE, E., OCHS, R., SAUGIER, B., 1990 - Photosynthèse et productivité du palmier à huile en liaison avec les facteurs climatiques. *Oléagineux*, 45 (8-9): 345 - 353
- DUFRENE, E., SAUGIER, B., 1993 - Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Oléagineux*, 48 (8-9): 347 - 356.
- DUPUIS, S., 2004 - Contribution à la mise au point d'une méthode de mesure par proche infrarouge (SPIR) de la qualité de la noix de coco en vue de la compréhension et du suivi de la maturation des fruits. Mémoire de DESS. Universités Aix-Marseille I et II. Mars-septembre 2004. 44 p.
- FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S., BERRY, J.A., 1980 - A biochemical model of photosynthetic CO₂ Assimilation in leaves of C₃ species, *Planta*, 149 : 78-90.
- FISCHER, C. & HOLL, W., 1991 - Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.); I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles, *Trees*, 5: 187-195.
- FISCHER, C. & HOLL, W., 1992 - Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) II- Seasonal changes and radial distribution of carbohydrate and fat reserves in pine wood, *Trees*, 6: 147-155.
- FRANCK, N., 2005 - Effet de la charge en fruits et de l'ombrage sur l'assimilation carbonée, la croissance et la production du caféier (*Coffea arabica* L.), Thèse de 3^{ème} cycle, ENSA Montpellier. 175 p.
- FREMOND, Y., BRUNIN, Ch., 1966 - Production de feuilles et précocité chez le jeune cocotier - *Oléagineux*, 21 (4) : 213-216.
- FREMOND, Y., ZILLER, R. et NUCE de LAMOTHE, M. de, 1966 - Le cocotier. Eds : Maisonneuve et Larose - 267 p.
- FRIEND, D., CORLEY, R.H.V., 1994 - Measuring coconut palm dry matter production - *Expl. Agric.*, 30: 223-235.
- FROSSARD, J.S., LACOINTE, A., 1988 - Les variations saisonnières de l'utilisation du carbone chez les arbres au stade végétatif en zone tempérée (revue bibliographique), *Bull. Soc bot. Fr., Actual. Bot.*, 135 : 9-24.
- FAO Statistical Databases, 2004 - <http://apps.fao.org/subscriber/>
- GETZ, H.P., 2000 - Sucrose accumulation and synthesis in sugar beet. In: *Carbohydrate reserves in plants, synthesis and regulation*, eds Gupta et Kaur: 55-77.

- GLERUM, C., 1980 - Food sinks and food reserves of trees in temperate climates, *New Zealand Journal of Forestry Science*, 1: 176 - 185.
- GLERUM, C., BALATINECZ, J.J., 1980 - Formation and distribution of food reserves during autumn and their subsequent utilization in jack pine, *Can. J. Bot.*, 58: 40-53.
- GUERIN, H-P., 1949 - Contribution à l'étude des fruits et de la graine des palmiers, *Ann. des Sc. Nat., Bot.*, 11^{ème} série, 10 : 21- 69.
- HADDAD, Y., CLAIR-MACZULAJTYS, D. & BORY, G., 1995 - Effects of certain-like pruning on distribution and seasonal patterns of carbohydrate reserve in plane (*Platanus acerifolia* Wild) trees, *Tree Physiology*, 15: 135-140.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A., 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178 p.
- HELLER, R., 1969 - Biologie végétale II. Nutrition et métabolisme, eds Masson et Cie, 578 p.
- HENSON, I.E., CHAI, S.H., 1998 - Analysis of oil palm productivity. III. Seasonal variation in assimilate requirements, assimilation capacity, assilate storage and apparent photosynthetic conversion efficiency. *Journal of Oil Palm Research*, 10 (1): 35-51.
- HENSON, I.E., CHANG, K.C., SITI NOR AISBAH, M., CHAI, S.H., HASNUDDIN, Y., ZAKARIA, A., 1999 - The oil palm trunk as a carbohydrate reserve, *Journal of Oil Palm Research*, 11 (2) : 98-113.
- HO, L.C., 1988 - Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength, *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 39: 355-378.
- JAUNET, J-P., 1968 - Observations sur la croissance du cocotier, *Oléagineux*, 23 (4) : 243-246.
- JAYASEKARA, C. MATHES, D.T., 1992 - A method to determine leaf area of a frond and the whole canopy of an adult coconut palm - *Indian coconut journal*, july 1992 : 7-13
- JAYASEKARA, C., NAINANAYAKE, N.P.A.D., JAYASEKARA, K.S., 1996 - Photosynthetic characteristics and productivity of the coconut palm, *Cocos*, 11: 7-20.
- JORDAN, M-O., HABIB, R., 1996 - Mobilizable carbon reserves in young peach trees as evidence by trunk girdling experiments, *Journal of experimental Botany*, 47 (294): 79-87.
- JOURDAN, C., 2004 - Les racines du cocotier au Vanuatu. Rapport interne synthétique d'ATP, Cirad-Montpellier : 20 p.
- JUMA, M., FORDHAM, R., 1997a - The effect of environmental stress on coconut (*Cocos nucifera* L.) growth in Zanzibar - *International cashew and coconut conference* - Dar es Salaam : 342-347.
- JUMA, M., HORNUNG, R.K.W., 1997b - Effects of induced water stress on coconut leaf stomata, - *International cashew and coconut conference* - Dar es Salaam: 320-325.

- KASTURI BAI, K.V., RAMADASAN, A., 1978 - Changes in leaf carbohydrates in relation to commencement of flowering in coconut palm, *PlacrosymI*, eds Nelliat: 321-330.
- KASTURI BAI, K.V., RAMADASAN, A., SATHEESAN, K.V., 1981 - Diurnal changes in specific leaf weight and starch content in coconut leaf (*Cocos nucifera* L.), *J. Indian bot. Soc.*, 60: 352-354.
- KASTURI BAI, K.V., RAMADASAN, A., 1982 - Changes in the carbohydrate fractions in relation to female flower production in coconut, *Journal of Plantation Crops*, 10 (2): 124-128.
- KASTURI BAI, K.V., RAMADASAN, A., 1983 - Changes in the levels of carbohydrate as a function of environmental variabilities in hybrids and tall coconut palms, eds Nayar: 203-209.
- KASTURI BAI, K.V., VOLETI S.R., RAJAGOPAL, V., 1988 - Water relations of coconut palms as influenced by environmental variables - *Agricultural and forest meteorology*, 43: 193-199.
- KASTURI BAI, K.V., RAJAGOPAL, V., BALASIMHA, D., 1998 - Variation in net carbon assimilation and related parameters in coconut (*Cocos nucifera* L.) under field conditions, *Plant Physiol. and Biochem.*, 25 (2) : 163-166.
- KASTURI BAI K.V., SHIVASHANKAR, S., 1999 - Flowering and fruit development in *Advances in plant physiological and biochemistry of coconut palm* - ed. by Rajagopal and Ramadasan - APCC - 1999 - 15-29.
- KASTURI BAI, K.V., RAJAGOPAL, V., 2000 - Osmotic adjustment as a mechanism for drought tolerance in coconut (*Cocos nucifera* L.), *Indian J. Plant Physiol.*, 5 (4) : 320-323.
- KILE, G.A., 1981 - Annual variations in soluble sugars, starch, and total food resources in *Eucalyptus obliqua* roots, *Forest Sci.*, 27 (3): 449-454.
- KOMOR, E., 2000 - The physiology of sucrose storage in sugarcane In: *Carbohydrate reserves in plants, synthesis and regulation*, eds Gupta et Kaur: 35-53.
- KOZLOWSKI, T.T., 1992 - Carbohydrate sources and sinks in woody plants, *the botanical review*, 58 (2): 107-222.
- KOZLOWSKI, T.T., WINGET, C.H., 1964 - The role of reserves in leaves, branches, stems and roots on shoot growth of red pine, *Amer. Jour. Bot.*, 51 (5) : 522-529.
- KOZLOWSKI, T.T., KELLER, T., 1966 - Food relations of woody plants, *the botanical review*, 32 (4) : 294 - 382.
- KRAMER, P.J., KOZLOWSKI, T.T., 1960 - Physiology of trees, eds McGraw-Hill, New York.
- KURUP, V.V.G.K., VOLETI, S.R., RAJAGOPAL, V., 1993 - Influence of weather variables on the content and composition of leaf surface wax in coconut. *Journal of plantation crops*, 21 (2) : 71-80.

- LABOUISSSE, J-P., SILEYE, T., MORIN J-P., HAMELIN, C., BAUDOUIN L., BOURDEIX R., ROUZIERE A., 2004 - Coconut (*Cocos nucifera* L.) genetic improvement in Vanuatu: overview of research achievements from 1962 to 2002. Part 1: Improvement of the Vanuatu Tall by mass selection. *OCL*, 11 (4-5): 354-361.
- LABOUISSSE, J-P., SILEYE, T., MORIN, J-P., HAMELIN, C., BAUDOUIN, L., BOURDEIX, R., ROUZIERE, A., 2005 - Coconut (*Cocos nucifera* L.) genetic improvement in Vanuatu: overview of research achievements from 1962 to 2002. Part 2: Improvement of the Vanuatu Tall by mass hybridization. *OCL*, 12 (2): 170-179.
- LACOINTE, A., 1989 - Assimilate allocation and carbon reserves in *Juglans regia* L. seedlings, *Ann. Sci. For.*, 46 (suppl.): 832-836.
- LACOINTE, A., KAJJI, A., AMEGLIO, T., DAUDET, F.A., CRUIZIAT, P., ARCHER, P., FROSSART, J-S., 1993a - Storage and mobilization of carbon reserves in walnut and its consequence on the water status during winter. *Acta Horticulturae*, 311: 201-209.
- LACOINTE, A., KAJJI, A., DAUDET, F-A., ARCHER, P. & FROSSARD, J-S., 1993b - Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Acta bot. Gallica*, 140 (4): 435-441.
- LACOINTE, A., GARY, C., DEMOTES-MAINARD, S., VANDAME, M., 1995 - La répartition des assimilats dans la plante: Faits et hypothèses, In : *De la plante au couvert végétal*, école chercheurs en bioclimatologie, Le Croisic, Avril 1995 : 154-180.
- LECLERC de SABLON, M., 1904 - Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres, *Rev. Gén. de Botanique*, 16 : 341 - 368.
- LE ROUX, X., LACOINTE, A., ESCOBAR-GUTIERREZ, A., LE DIZES, S., 2001 - Carbon-based models of individual tree growth: A critical approach, *Ann. For. Sci.*, 58: 469-506.
- LOESCHER, W.H., Mc CAMANT, T., KELLER, J.D., 1990 - Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots, *HortScience*, 25 (3): 274-281.
- MAGEL E., EINIG, W., HAMPP, R., 2000 - Carbohydrates in trees. In: *Carbohydrate reserves in plants, synthesis and regulation*, eds Gupta et Kaur, 372 p.
- MARTY, G., LE GUEN, V., FOURNIAL, T., 1986 - Effets des dépressions cycloniques sur les plantations de cocotier au Vanuatu, *Oléagineux*, 41 (2) : 63-67.
- MATHES, D.T., 1984 - Effect of extraction of inflorescence sap and the removal of immature fruit bunches on the production of female flowers in coconut, *COCOS*, 2: 44-47.
- MATTHEW, C., 1977 - Changes in carbohydrate content of coconut palm affected by root (wilt) disease. *Journal of Plantation Crops*, 5 (2): 84-88.
- MENON, K.P.V., PANDALAI, K.M., 1958 - The coconut palm, a monograph - Indian central coconut committee - India - 384 p.

- MER, E., 1891 - Répartition hivernale de l'amidon dans les plantes ligneuses. *C.R. Acad. Sci.*, 112: 964-966.
- MIALET-SERRA I., DAUZAT J., AUCLAIR D., 2001. Using plant architectural models for estimation of radiation transfer in a coconut-based agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 53, 2 : 141-149.
- MIALET-SERRA, I., 2002 - Descriptions architecturales du cocotier (*Cocos nucifera* L.) dans différentes conditions agro-écologiques - Documents de travail du Cirad Amis n° 65 /2002 - Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement - 105 p.
- MONTEITH, J-L., 1977 - Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B, 277-294
- MURNEEK, A.E., 1933 - Carbohydrate storage in apple trees, *American society for horticultural society*: 319-321.
- MURNEEK, A.E., 1942 - Quantitative distribution of nitrogen and carbohydrates in apple trees, *Research Bulletin 348*, University of Missouri: 3-28.
- MURRAY, D.B., 1975 - Ecophysiology of the coconut palm, *Cocos nucifera* L., *Symposium on Ecophysiology of Tropical Crops*, May 25-30 1975, Manaus, Brasil : 1-35.
- NAMBIAR, M.C., SHREEDHARAN, A. et SANKAR, N., 1969 - Preliminary observations on growth of and the likely effect of seasons on nut development in coconut. *Indian Journal of Agricultural Science*, 39: 455-461.
- NELSON, E.A., DICKSON, R.E., 1981 - Accumulation of food reserves in cottonwood stems during dormancy induction, *Can. J. For. Res.*, 11: 145-154.
- NGUYEN, P.V., DICKMANN, D.I., PREGITZER, K.S. et HENDRICK, R., 1990 - Late-season changes in allocation of starch and sugar to shoots, coarse shoots, and fine roots in two hybrid poplar clones, *Tree Physiology*, 7:95-105.
- NUCE de LAMOTHE de, M., WUIDART, W., 1982 - L'observation des caractéristiques de développement végétatif, de floraison et de production chez le cocotier, *Oléagineux*, 37 : 291-297.
- NUCE de LAMOTHE de, M., 1990 - La recherche sur le cocotier : progrès réalisés et perspectives, *Oléagineux*, 45 (3) : 119-126.
- OHLER, J.G., 1984 - Coconut, tree of life - FAO Plant production and protection paper 57 - Rome - 446 p.
- OLIVEIRA, C.M., PRIESTLEY, C.A., 1988 - Carbohydrate reserves in deciduous fruit trees, *Hort. Rev.*, 10: 403-430.

- OUVRIER, M., OCHS, R., 1978 - Exportations minérales du cocotier hybride Port-Bouët 121. *Oléagineux*, 33 (8-9) : 437-442.
- PAVEL, E.W., DEJONG, T.M., 1995 - Seasonal patterns of non-structural carbohydrates of apple (*Malus pumila* Mill.) fruits: relationship with relative growth rates and contribution to solute potential, *Journal of Horticultural Science*, 70 (1): 127-134.
- PATEL, J.S., 1938 - The coconut. A monograph. Government Press, Madras, India.
- PEIRIS, T.S.G, THATTIL, R.O., MAHINDAPALA, R., 1995 - An analysis of the effect of climate and weather on coconut (*Cocos nucifera* L.), *Expl. Agric.*, 31: 451-460.
- PENNING de VRIES, F.W.T., JANSEN, D.M., TEN BERGE, H.F.M., BAKEMA, A., 1989 - *Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops*. Simulation monographs 29. Eds: Pudoc Wageningen 1989. 271 p.
- PERIES, R.R.A., 1994-1995 - A comparison of two coconut cultivars for high productivity under irrigation, *COCOS*, 10: 01-09.
- PILAI, R.V., NAIR, R.B., CHACKO MATHEW, BAVAPPA, K.V.A., RAMADASAN, A., 1973 - Studies on photoperiodic responsive reaction in coconut, *J. Plant. Crops*, 1 (suppl.) : 89-92.
- POMIER, M., TAFFIN de, G., 1982 - Tolerance to drought of some coconut hybrids, *Oléagineux*, 37 : 52-62.
- QUANTIN, P., 1976 - Archipel des Nouvelles-Hébrides. Atlas des sols et quelques données du milieu naturel. ORSTOM, Montpellier.
- PRIESTLEY, C.A., 1981 - Perennation in woody fruit plants and its relationship to carbohydrate turnover, *Ann. Appl. Biol.*, 101: 548-552.
- RAJAGOPAL, V., SHIVASHANKAR, S., KASTURI BAI, K.V., VOLETI, S.R., 1988 - Leaf water potential as an index of drought tolerance in coconut (*Cocos nucifera* L.), *Pl. Physiol. and Biochem.*, 15 (1) : 80-86.
- RAJAGOPAL, V., KASTURI BAI, K.V., VOLETI S.R., 1990 - Screening of coconut genotypes for drought tolerance, *Oléagineux*, 45 : 215 - 223.
- RAJAGOPAL, V., SHIVASHANKAR, S., MATHEW JACOB, 1996 - Impact of dry spells on the ontogeny of coconut fruits and its relation to yield - Plantations, recherche, développement - juillet - août 1986 - 251-258.
- RAJAGOPAL, V., KASTURI BAI K.V., 1999 - Water relations and screening for drought tolerance. In: *Advances in plant physiology and biochemistry of Coconut palms*: 56 - 72.

- RAMADASAN, A., CHACKO, M., 1977 - Relationship of the carbohydrate reserve in the trunk with commencement of flowering in young west coast tall coconut palms, *Journal of Plantation Crops*, 5 (2): 127-130.
- RAVEENDRA, T. S., VIJAYARAGHAVEN, H., RAMACHANDRAN, T. K., 1989 - Some physiological aspects and production trends of certain coconut hybrids and their parents, *COCOS*, 7: 36-41.
- REPELLIN A., LAFFRAY D., DANIEL C., BRACONNIER S., ZUILY-FODIL Y., 1997 - Water relations and gas exchange in young palm (*Cocos nucifera* L.) as influenced by water deficit, *Can. J. Bot.*, 75 : 18-27.
- RICHTER, G., 1993 - Métabolisme des végétaux - Physiologie et biochimie, collection biologie, éd. presses polytechniques et universitaires romandes, 526 p.
- ROITSCH, T., EHNE, R., GOETZ, M., HAUSE, B., HOFMANN, M., and KRISHNA SINHA, A., 2000 - Regulation and function of extracellular invertase from higher plants in relation to assimilate partitioning, stress responses and sugar signalling. *Aust. J. Plant Physiol.*, 27: 815-825.
- ROUPSARD, O., HAMEL, O., ROUZIERE, A. LAMANDA, N., LABOUISSSE, J.-P., 2004 - Preparing the application of coconut plantations to the Clean Development Mechanism of the Kyoto Protocol. In: *Strategies for Enhancing Productivity and Income of Coconut Farmers*. Proceedings of the XLI COCOTECH Meeting, Santo-Vanuatu 5-9 july 2004. Eds.: P. Rethinam, APCC: 164-179.
- HAMEL, O., ROUPSARD, O., NOUVELLON, Y., JOURDAN, C., SAINT-ANDRE, L., JOFFRE, R., BONNEFOND, J-M., BERBIGIER, P., IRVINE, M., EPRON, D., NAVARRO, M., FELLER, C., BOUILLET, J-P. - 2004. Séminaire CO₂ - Carbone : Restitution des l'ATP-Carbone. CIRAD-Montpellier, 16-18 novembre 2004. Communications et CD. Eds CIRAD, IFR-Ecosystem.
- ROUPSARD, O., BONNEFOND, J-M., IRVINE, M., BERBIGIER, P., NOUVELLON, Y., DAUZAT, J., TAGA, S., HAMEL, O., JOURDAN, C., SAINT-ANDRE, L., MIALET-SERRA, I., EPRON, D., JOFFRE, R., BRACONNIER, S., ROUZIERE, A., NAVARRO, M. & BOUILLET, J-P. (Soumis) - Partitioning energy and evapo-transpiration in a tropical coconut plantation, above and below the canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*.
- SARANPAA, P., HOLL, W., 1989 - Soluble carbohydrates of *Pinus sylvestris* L. sapwood and heartwood. *Trees*, 3: 138-143.
- SAUTER J.J., NEUMANN U., 1994 - The accumulation of storage materials in ray cells of poplar wood (*Populus × Canadensis* "robusta"): effect of ringing and defoliation, *J. Plant Physiol.*, 143: 21-26.
- SAUTER J.J., VAN CLEVE B., 1994 - Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees, *Trees*, 8: 297-304.
- SAUTER J.J., WELLENKAMP S., 1998 - Seasonal changes in content of starch, protein and sugars in the twig wood of *Salix caprea* L., *Holzforschung*, 52: 255-262.

- SCHEIDECKER, D., CHOLLET, M-M., BOULOUX, M., 1958 - Glucides et éléments minéraux chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.), *Revue Générale de Botanique*, 65: 186-215.
- SHIVASHANKAR, S., KASTURI BAI K.V., RAJAGOPAL V., 1991 - Leaf water potentiel, stomatal resistance and activities of enzymes during the development of moisture stress in the coconut palm, *Trop. Agric.*, 68 (2) : 106-110.
- SHIVASHANKAR, S., CHEMPAKAM, B., 1999 - Biochemical responses to water stress, In: *Advances in plant physiology and biochemistry of Coconut palm*: 73-79.
- SMITH, A.M., DENYER, K., MARTIN, C.R., 1995 - What controls the amount and structure of starch in storage organs?, *Plant Physiol.*, 107: 673-677.
- STASSEN, P.J.C., STRYDOM, D.K., STINDT, H.W., 1981 - Seasonal changes in carbohydrate fractions of young kakashas peach trees, *Agroplanta*, 13: 47-53.
- TOMLINSON, P.B., 1990 - The structural biology of palms. Oxford Sci. Pub. 477 p.
- TROMP, J., 1983 - Nutrient reserves in roots of fruit trees, in particular carbohydrates and nitrogen, *Plant and soil*, 71: 401-413.
- VAN DIE, J., 1974 - The developing fruits of *Cocos nucifera* and *Phoenix dactylifera* as physiological sinks importing and assimilating the mobile aqueous phase of the sieve tube system, *Acta Bot. Neerl.* 23 (4): 521-540.
- VIJAYARAGHAVAN, H., RAVEENDRAN T.S., RAMANATHAN, T., 1989 - Effect of certain growth regulators in preventing button shedding and increasing yield in Coconut, *Indian Coconut Journal*, June 1989: 3-7.
- VILAIN, M., 1999 - *Méthodes expérimentales en agronomie, Pratique et analyse*. Tec & Doc. 337 p.
- VOLETI, S.R., SHIVASHANKER, S., RAJAGOPAL, V., 1978 - Comparison of physiological and biochemical parameters of coconut hybrid seedlings, *J. Plant. Crops*, 18 (suppl.): 104-107.
- VOLETI, S.R., RAJAGOPAL, V., 1991 - Extraction and identification of epicuticular wax and its variations in coconut genotypes, *Plant physiol and biochem.*, 18 (2) : 88-90.
- WARDLAW, I.F., 1990 - The control of carbon partitioning in plants, *New Phytol.*, 116: 341-381.
- WERMELINGER, B., BAUMBARTNER, J., GUTIERREZ, A.P., 1991 - A demographic model of assimilation and allocation of carbon and nitrogen in grapevines. *Ecol. Modelling*, 53: 1-26.
- WIBBE, M.L., BLANKE, M.M., 1995 - Effects of defruiting on source-sink relationship, carbon budget, leaf carbohydrate content and water use efficiency of apple trees, *Physiologia Plantarum*, 94: 529-533.

WICKREMASURIYA, C.A., 1968 - Some observations on the effect of photoperiod on the flowering behaviour of the coconut palm (*Cocos nucifera*, L.), *Ceylon Cocon. Quart.* 19: 152-160.

ZIEGLER, H., 1964 - Storage, Mobilization and Distribution of Reserve Material in trees, In: *the formation of wood in forest trees*, eds. Zimmermann : 303-320.

- ANNEXES -

Annexe 1- Dosage des glucides : calculs et précisions

Annexe 2- Description détaillée du compartiment fructifère : expérience en sus

Annexe 3- Estimation des teneurs en glucides le long du stipe pour chacune des zones radiales définies et pour chacun des glucides recherchés

Annexe 4- Simulation de l'offre brute

Annexe 5- Estimation de la demande totale : estimations des demandes en terme de croissance et d'entretien

Annexe 6- Relations entre facteurs climatiques

- ANNEXE 1 -

DOSAGE des GLUCIDES : CALCULS et PRÉCISIONS

Détails des calculs pour déterminer la teneur en amidon

Afin de calculer une concentration (mg/l) puis une teneur (mg/g MS) à partir de mesures de densités optiques (DO), les équations suivantes sont utilisées :

$$(1) C(\text{mg/l}) = [V_c \times PM \times DDO] / [E_{340} \times d \times V_{\text{éch.}}]$$

Avec

V_c : le volume de la cuve (ml) = 0,82 ml

$V_{\text{éch.}}$: le volume de l'échantillon (ml) = 0,05 ml

PM : le poids moléculaire du glucose (g) = 180,2 mg/mmol

DDO : la différence de DO avant et après la réaction enzymatique

E_{340} : le coefficient d'absorption du NADPH à 340 nm = 6,22 l/mM.cm

d : la longueur du trajet optique à travers la cuve (cm) = 1 cm

$$(2) C(\text{mg/g MS}) = [C(\text{mg/l}) \times V_e] / M$$

Avec

V_e : le volume d'extraction = (masse de la solution après hydrolyse - masse de la solution avant hydrolyse de l'amidon) assimilée à un volume = 1,1 ml

M : le poids de la prise d'essai initiale = entre 10 et 30 mg

Test de reproductibilité des dosages

Pour chaque organe, un échantillon de référence (ou référence interne) est choisi. Il est intercalé systématiquement dans une série de 20 échantillons à analyser et suit ensuite le même traitement analytique que ces derniers (de l'extraction en passant par le dosage des sucres solubles au dosage de l'amidon). On dispose ainsi pour un témoin interne de plusieurs analyses faites à différents moments dans le temps (test de reproductibilité). Pour chaque sucre dosé, un coefficient de variation (CV) est calculé nous indiquant la précision du dosage effectué (erreur standard de laboratoire). La valeur du CV dépend de la quantité de l'élément dosé, présente dans l'échantillon, ce dernier ayant fait l'objet d'une seule dilution ne permettant pas d'avoir la même précision selon que l'élément est fortement représenté (ex. du saccharose) ou à l'état de traces (cas de l'amidon).

En résumé :

- Lorsqu'il y a moins de 1 mg de l'élément par g de MS, le CV est de 20 à 40%, le résultat est donc peu précis. Cela concerne des sucres à l'état de traces qui pèsent peu dans les bilans réalisés en termes de quantités de réserves ;
- Entre 1 et 2 mg/g MS, le CV se situe aux environs de 10%, le résultat est acceptable ;
- A partir de 2 mg/g MS, le CV est proche de 5%, le résultat est précis.

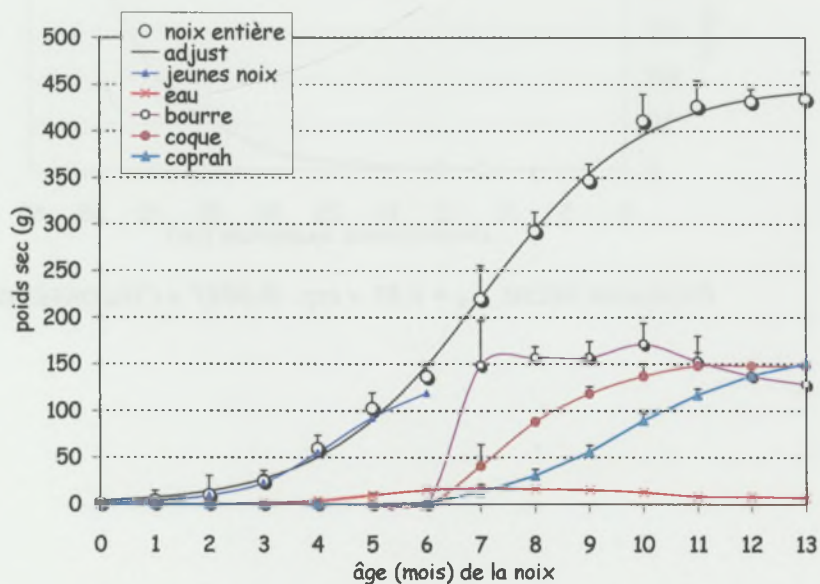
Les analyses biochimiques (plus de 2500), réalisées sur Montpellier au laboratoire de biochimie de l'Unité Propre de Recherche UPR 59 - Modélisation Intégrative du CIRAD-AMIS ont mobilisé

pendant deux ans (juin 2002 – juin 2004) un chercheur biochimiste à mi-temps (Anne Clément) et une technicienne de laboratoire à plein temps (Nicole Sonderegger).

- ANNEXE 2 -

DESCRIPTION DÉTAILLÉE du COMPARTIMENT FRUCTIFÈRE : EXPÉRIENCE EN SUS

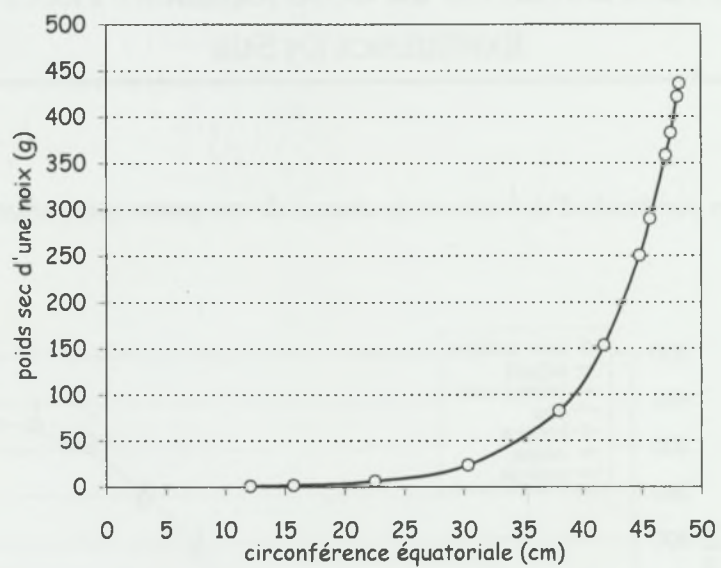
Annexe 2.1- Evolution pondérale d'une noix et de chacun de ces quatre compartiments en fonction de son âge



Annexe 2.2- Part relative (%) que représente chaque compartiment en fonction de l'âge de la noix et de sa durée de développement

Durée de développement			Part relative des compartiments (%)				
9 mois	10 mois	11 mois	Jeunes noix	bourre	coque	coprah	eau
0	0	0	100	0	0	0	0
-	1	1	100	0	0	0	0
1	2	2	99	0	0	0	1
2	3	3	93	0	0	0	7
-	-	4	93	0	0	0	7
3	4	5	90	0	0	0	10
4	5	6	88	0	0	1	11
5	6	7		67	19	6	8
6	7	8		53	30	11	6
7	8	9		45	34	17	4
8	9	10		42	33	22	3
9	10	11		36	35	27	2

Annexe 2.3- Évolution de la biomasse sèche totale d'une noix en fonction de sa circonférence



$$BIOMASSE\ SÈCHE_{noix} = 6,85 \times \exp. (0,0847 \times CIRCONFÉRENCE)$$

- ANNEXE 3 -

ESTIMATION des TENEURS en GLUCIDES le long du stipe pour chacune des zones radiales définies et pour chacun des glucides recherchés

Cette méthode a été calée sur les deux cocotiers témoins échantillonnés tous les mètres en octobre 2002. Dans le cas du glucose et du fructose, elle surestime de 13% les quantités en glucose et en fructose, de 2% la quantité en saccharose et sous-estime de 8% la quantité en amidon. Cette dernière qui reste la plus délicate à estimer, peut être très variable d'un cocotier à un autre et est fortement liée à la présence ou pas d'une poche d'amidon sur la deuxième moitié du stipe. Le premier écueil est donc de détecter ou pas la présence d'une poche d'amidon : la teneur en amidon sur le point médian sert de référence, lorsque celle-ci est supérieure à celle du point haut, une poche d'amidon est présente. Le deuxième écueil est d'estimer, lorsqu'une poche d'amidon existe, son amplitude.

En fonction des quatre zones radiales, les règles suivantes ont été adoptées :

Pour l'écorce

Sur la première moitié du stipe (entre les points bas et médian)

Pour le glucose, le fructose et le saccharose : une extrapolation de la teneur du point bas est faite.

Pour l'amidon : une extrapolation de la teneur du point médian est faite.

Sur la deuxième moitié du stipe (entre les points médian et haut)

Pour le glucose, le fructose et le saccharose : une extrapolation de la teneur du point médian

Pour l'amidon : une extrapolation de la teneur du point haut.

Pour la zone 'extérieure',

Sur la première moitié du stipe

Pour le glucose et le fructose : une extrapolation de la teneur du point médian

Pour le saccharose et l'amidon : une interpolation linéaire entre les teneurs des points bas et médians

Sur la deuxième moitié du stipe

Pour le glucose, le fructose et l'amidon (si pas de poche d'amidon) : une interpolation linéaire entre la teneur du point médian et celle du point se trouvant juste en dessous du point haut échantillonné et estimé sur la valeur de ce dernier (annexe 3.1).

Pour le saccharose : une interpolation exponentielle (du type $\text{teneur} = a \times \exp(b \times \text{hauteur})$) entre la teneur du point médian et celle du deuxième point en dessous du point haut et estimé sur la valeur de ce dernier (annexe 3.1).

Pour l'amidon (si poche d'amidon présente) : sur le cocotier T09 qui nous sert de référence, du point médian au point haut, tous les mètres, les proportions (%) d'amidon par rapport aux sucres solubles sont calculées puis les différences de proportions entre deux points contigus. Ces différences sont, ensuite, appliquées aux autres cocotiers. La démarche inverse est alors faite. Pour chaque nouveau cocotier, la proportion d'amidon par rapport aux sucres solubles est calculée à partir de la teneur

en amidon sur le point médian. De proche en proche sur les points suivants, on applique les différences de proportion permettant d'estimer sur ces points la proportion d'amidon par rapport aux sucres solubles. Parallèlement les teneurs en sucres solubles sur ces points sont calculées. Il devient alors possible d'estimer la teneur en amidon de proche en proche.

Pour la zone 'milieu'

Sur la première moitié du stipe

Pour le *glucose* et le *fructose* : une extrapolation du point bas

Pour le *saccharose* et l'*amidon* : une interpolation linéaire entre les points bas et médian

Pour les *quatre glucides*, une extrapolation de la teneur du point médian au point à 1 mètre au dessus.

Pour la zone 'cœur'

Sur la première moitié du stipe

Pour les *quatre glucides* considérés, une interpolation linéaire entre les teneurs des points bas et médians est faite.

Sur la deuxième moitié du stipe

Pour le *glucose*, le *fructose* et l'*amidon* (si pas de poche d'amidon) : une interpolation linéaire entre la teneur du point médian et celle du point, se trouvant juste en dessous du point haut et estimé sur la valeur de ce dernier.

Pour le *saccharose* : une interpolation exponentielle (du type $teneur = a \times \exp(b \times hauteur)$) entre la teneur du point médian et celle du point juste en dessous du point haut et estimé sur la valeur de ce dernier (annexe 3.1).

Pour l'*amidon* (si poche d'amidon): cf. méthode ci-dessus.

Annexe 3.1- Estimation des valeurs du point juste en dessous du point haut en fonction des sucres considérés et des zones, (en % de la valeur du point haut)

	'cœur'	extérieure
<i>glucose</i>	25,5	13,7
<i>fructose</i>	16,9	20,8
<i>saccharose</i>	61,3	(1) 40,5 (*) (2) 50,6
<i>amidon</i>	61,0	4,0

(*) : (1) estimation du premier point juste en-dessous du point haut, (2) estimation du deuxième point

- ANNEXE 4 -

SIMULATION DE L'OFFRE BRUTE

Simulation de l'offre brute dans ECOPALM

ECOPALM considère un couvert d'arbres adultes de LAI constant et calcule son bilan hydrique et son bilan carboné.

Bilan hydrique. Le bilan hydrique est simulé avec un modèle à un seul réservoir, selon les procédures FAO (Allen *et al.*, 1998). Il calcule la capacité du réservoir (RUMax) qui est fonction de la texture du sol et de sa profondeur. RUMax est calculée comme suit :

$$RUMax = RU * Profondeur \text{ du sol (m)}$$

Avec RU : la réserve utile du sol (exprimée en mm/m), égale à [(humidité volumique (m^3/m^3) à la capacité de rétention - humidité volumique (m^3/m^3) au point de flétrissement ($pF = 4.2$)] $\times 1000$ (mm)).

Le bilan hydrique calcule l'évolution du contenu de ce réservoir (ValRU) en fonction de la pluie, du ruissellement, du drainage et de la transpiration. Il calcule la fraction d'eau totale contenue par le sol (FTSW) avec $FTSW = ValRU / RUMax$.

La transpiration dépend de la transpiration potentielle et d'un coefficient de stress (cstr) qui évolue de 1 à 0 selon les procédures pFactor développées par la FAO (Allen *et al.*, 1998).

Si $FTSW \geq pFactor$ $\rightarrow cstr = 1$
Sinon $\rightarrow cstr = FTSW / pFactor$

Dans notre cas, la valeur de pFactor retenue est égale à 0,65, valeur de référence pour le palmier à huile (Allen *et al.*, 1998). Il n'existait pas de référence publiée pour le cocotier au moment de la rédaction de cette thèse. Toutefois, les valeurs ont été soumises à publication depuis (Roupsard *et al.*, soumis).

La transpiration potentielle est le produit de la demande climatique de référence (ET0) et d'un coefficient cultural Kc, supposé constant (le LAI étant constant).

Bilan carboné. Le modèle calcule une Offre Brute en assimilats (kg de glucides par ha). L'Offre Brute dépend du rayonnement photo synthétiquement actif intercepté (PARi) et du taux de conversion (b) du rayonnement en kg de glucides par ha. L'interception du PAR (PARi) se déduit de la loi de Beer avec

$$PARi = PAR \times (1 - \exp(-Kdf \times LAI))$$
$$\text{Offre Brute} = PARi \times b$$

En cas de conditions de déficit hydrique ($cstr < 1$), rares dans nos conditions d'étude (Roupsard *et al.*, soumis), et en supposant que la réduction de la transpiration et de l'assimilation du couvert chez le cocotier est concomitante, car c'est une plante en C3, la formulation générale de l'Offre Brute devient alors:

$$\text{Offre Brute} = \text{PAR}_i \times b \times \text{cstr}$$

Les valeurs retenues pour notre simulation sont :

- $K_{df} = 0,46$, le coefficient d'extinction du PAR. Cette valeur est issue de simulations sur maquettes numériques 3D de l'hybride du Vanuatu dans nos conditions d'étude (Mialet-Serra *et al.*, 2001) ;
- $b = 3,5 \text{ kg glucides/MJ/m}^2$. Ce coefficient est obtenu par conversion des RUE (rapport entre la biomasse produite et le $\text{PAR}_{\text{absorbé}}$) publiées pour le Cocotier (Jayasekara *et al.*, 1996) et corrigées pour passer des kg de Matière Sèche à des kg de glucides (en incluant les pertes annuelles liées aux respirations de croissance et d'entretien).

*Le module d'offre carbonée d'ECOPALM est un modèle simplifié provisoire et destiné à évoluer, notamment en fonction des acquis récents sur les échanges gazeux et les flux de sève du couvert. Dans nos conditions d'étude, la contrainte hydrique saisonnière est probablement nulle (Roupsard *et al.*, soumis). En revanche, la contrainte du VPD mise en évidence dans Roupsard *et al.* (Soumis) serait prépondérante et devra être prise en compte.*

Les principales simplifications du modèle ECOPALM susceptibles d'affecter significativement sa capacité à simuler des variations saisonnières de l'offre sont, par ordre d'importance:

- *des valeurs constantes pour le coefficient cultural (qui varie selon Roupsard *et al.*, 2005 soumis) ;*
- *des valeurs constantes pour b (qui varie pour le moins avec l'ouverture stomatique) ;*
- *l'utilisation d'un modèle big leaf pour un couvert qui est ouvert ;*
- *la non-prise en compte du pourcentage de rayonnement diffus ;*
- *la non prise en compte de l'albédo, ni de l'absorption du rayonnement pas le couvert (seule l'interception est calculée).*

Confrontation des simulations avec des mesures d'échanges gazeux à l'échelle du couvert

La méthode des fluctuations turbulentes est basée sur la mesure conjointe des fluctuations rapides de concentration des gaz (CO_2 , H_2O) et des vitesses directionnelles de vent. Les avantages principaux de cette méthode sont des mesures intégrées à l'échelle du couvert, réalisées en continu et intégrées dans le temps.

Elle a permis de mesurer le flux instantané d'échange de CO_2 entre la plantation et l'atmosphère (F_c), dont la valeur cumulée dans le temps donne le bilan net de carbone de l'écosystème ou NEE :

$$\sum F_c = \text{NEE}$$

La nuit, on mesure

$$F_{c,\text{night}} = R_{\text{eco},\text{night}}$$

R_{eco} instantané (de jour ou de nuit) peut être calculé à partir de quelques valeurs significatives de $R_{eco,night}$ (le choix de ces valeurs découle de conditions de turbulence suffisantes la nuit), d'un ajustement de la relation d'Arrhénius $R_{eco,night} = f(T^{\circ}C, night)$ et de la compensation pour les valeurs de température instantanée ($T^{\circ}C$).

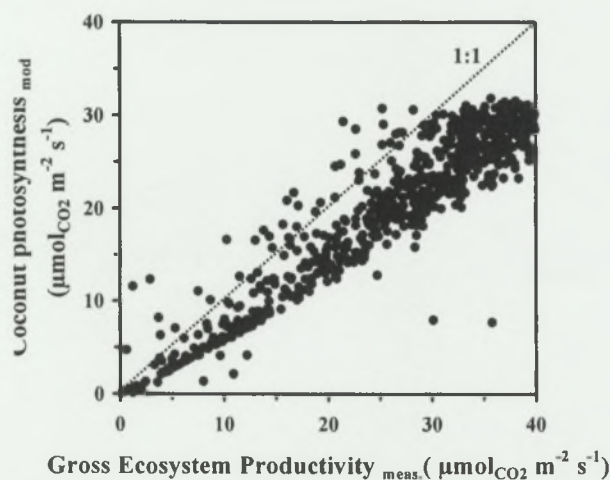
De jour, on peut ajouter la respiration de l'écosystème de jour instantanée (R_{eco}) à F_c pour estimer la photosynthèse brute de l'écosystème instantanée, GEP_{inst}

$$F_{c,inst} = GEP_{inst} - R_{eco,inst}$$

Selon cette formulation, GEP comprend la perte de CO_2 liée à la photorespiration ($GEP = A_B - PR$) mais pas la respiration des feuilles.

Cette méthode fournit un signal brut des échanges du couvert (écosystème), qu'il faut ensuite re-découper si l'on désire accéder aux échanges de chacun des compartiments et notamment si l'on veut distinguer la contribution des arbres aux flux de l'écosystème. La photosynthèse brute des arbres a été estimée à l'aide d'un modèle d'interception de la lumière et de photosynthèse qui a permis de passer de l'échelle foliaire à l'échelle de la canopée au pas de temps semi horaire et durant un mois (décembre 2002). Le paramétrage de ce modèle a été fait à l'échelle foliaire à l'aide de mesures de photosynthèse réalisées sur notre parcelle d'étude (Deveau, 2003). Le PAR absorbé par la canopée a été estimé à l'aide d'une approche feuilles d'ombre et de lumière (« Sun/Shade model », De Pury et Farquhar, 1997). Le modèle de photosynthèse de Farquhar (1980) a été appliqué pour calculer la photosynthèse de couvert (A_c) (décrit par O. Roupsard, CIRAD, dans Hamel *et al.*, 2004).

On a cherché à valider les sorties du modèle (A_c) avec les valeurs de GEP_{inst} obtenues par eddy-covariance. Ces résultats sont illustrés par l'annexe 4-1.



Annexe 4-1 - Relation entre la photosynthèse de la canopée (A_c) modélisée selon De Pury et Farquhar (1997) et la photosynthèse brute du couvert mesurée par eddy-covariance. VARTC-parcelle 64. Décembre 2002.

Un point = 1/2 heure (source : Roupsard *et al.* (2004))

A_c est bien corrélé à GEP_{inst} au pas de temps semi-horaire et durant un mois. On a considéré en première approximation que la différence $GEP - A_c$ représente la contribution du sous-couvert à la photosynthèse de l'écosystème (on a négligé la respiration des feuilles de cocotier elles-mêmes). On a

considéré également que ce rapport était conservé tout au long de l'année. Ac a donc été déduit de GEP sur toute la durée de mesures (sur 3 ans).

Les principales limitations de l'approche par mesure des flux de CO₂ de l'écosystème combinée à un modèle d' « upscaling » de la feuille à la couronne foliaire d'un arbre sont :

- l'incertitude sur la mesure et le calcul de la respiration de l'écosystème, susceptible d'affecter GEP ;

- l'incertitude sur les variations de pente saisonnières éventuelles entre Ac et GEP qui devront être établi à l'aide de simulations de Ac sur 3 ans.



- ANNEXE 5 -

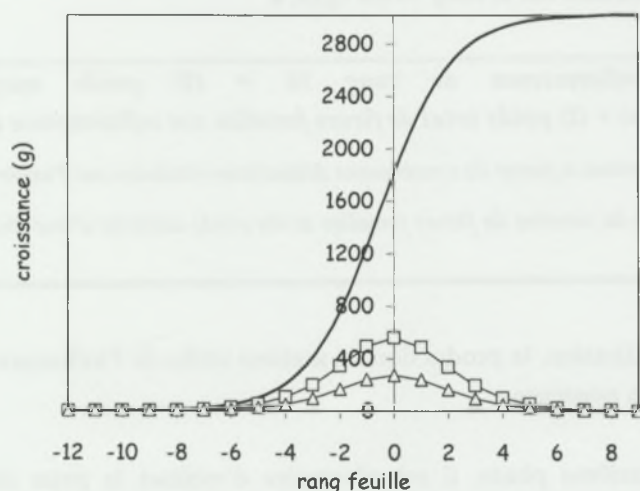
ESTIMATION DE LA DEMANDE TOTALE : ESTIMATIONS des DEMANDES en TERME de CROISSANCE ET d'ENTRETIEN

Estimation mensuelle des demandes liées à la CROISSANCE (quantités de glucides sur matière sèche et respiration de croissance)

Étape 1- Estimation des productions moyennes mensuelles en biomasse sèche des organes végétatifs et reproducteurs

La couronne foliaire

A l'aide des dissections faites par S. Braconnier (CIRAD, communication personnelle), la durée de la phase de croissance des feuilles est connue sur notre matériel végétal et dans nos conditions d'étude : elle dure en moyenne 21 mois, entre le rang -13 (les rangs négatifs indiquent des stades de développement non visibles extérieurement et qui se produisent au sein de l'unique méristème caulinaire) et le rang 8 (fin de la croissance de la feuille). Connaissant le poids moyen d'une feuille (3027 g) une fois sa croissance terminée et la durée estimée de sa phase de développement, la production mensuelle de matière sèche pour une feuille est donc ré estimée (Annexe 4.2-).



Annexe 5.2- Evolution de la croissance cumulée (— en g MS) d'une feuille moyenne, de son accroissement mensuel (□, en g MS mois⁻¹ ou g CH₂O mois⁻¹) et de sa respiration de croissance (Δ, en g CH₂O mois⁻¹)

Le système racinaire

La croissance racinaire de nos cocotiers n'est pas suivie ; les observations et les résultats de Jourdan (2004) obtenus sur notre parcelle d'étude sur des arbres voisins aux nôtres sont pris comme référence. Rappelons que la production de matière sèche racinaire (Jourdan, 2004) sur notre parcelle, a été estimée à 39,8 kg de MS produite par an.

Ne disposant pas d'informations très précises et vérifiées, nous ferons l'hypothèse simplificatrice que le système racinaire a une production mensuelle en matière sèche constante, égale à 3317 g de MS produite par mois.

Le compartiment fructifère (spathe+ pédoncule + épillets + noix)

Pour chaque régime suivi, deux phases de croissance sont définies : (i) une première phase de croissance de l'inflorescence avant sa nouaison, suivie (ii) d'une deuxième phase de croissance consécutive à la nouaison concernant le régime et les noix qu'il porte. L'estimation de la production moyenne et mensuelle de matière sèche de ce compartiment au cours de ces deux phases de croissance, décrite ci-dessous fait appel à des méthodes différentes.

Concernant la première phase, sa durée moyenne est connue sur notre matériel végétal et dans nos conditions d'étude grâce à des dissections faites par Braconnier (CIRAD, communication personnelle): elle dure en moyenne 15 mois et se produit entre le rang -6 et le rang 10 (rang de feuille sur lequel la nouaison se produit). A partir de nombreuses dissections faites sur l'expérience 1-, le poids moyen d'une inflorescence sur le rang 10 est égale à

Poids moyen d'une inflorescence de rang 10 = (1) poids moyen de l'ensemble (spathe+pédoncule+épillets) + (2) poids total de fleurs femelles sur inflorescence de rang 10

terme (1) constant (= 874 g), estimé à partir de nombreuses dissections réalisées sur l'expérience 1-

terme (2) variable qui dépend du nombre de fleurs femelles et du poids unitaire d'une fleur femelle estimé sur le régime suivi

Par souci de simplification, la production de matière sèche de l'inflorescence est linéarisée sur les 15 mois qui précèdent sa nouaison.

Concernant la deuxième phase, il est nécessaire d'estimer la prise de poids moyenne et mensuelle des noix puis, dans un second temps, connaissant le nombre de noix sur régime, la prise de poids du régime dans son ensemble.

Pour ce faire sur chaque régime suivi, la circonférence équatoriale de quatre noix prises au hasard est suivie tous les mois, le nombre de noix présentes est, par ailleurs, décompté. A maturité, le régime est récolté. Les noix récoltées sont à nouveau décomptées. Les quatre noix précédemment suivies, sont disséquées comme indiqué au chapitre 2-, § 2.7-.

Ces données nous permettent

- (i) à partir de la relation poids noix - circonférence, définie au chapitre 2-, § 2.7-, d'estimer le poids sec moyen d'une noix au cours des 6 premiers mois de son développement
- (ii) à l'aide de ces 6 premiers points et du poids maximal moyen d'une noix à maturité, de ré estimer par ajustement à une sigmoïde du type $(\text{poids}_{\text{noix}}) = (\text{poids}_{\text{maxi}}) / [1 + \exp(-(\text{mois} - x_0)/b)]$, la courbe de poids moyen d'une noix sur le régime suivi en fonction de son stade de maturité et par différence successive, sa prise de poids en terme de matière sèche,
- (iii) en rapportant cette information au nombre de noix en place sur le régime suivi, d'estimer la courbe de poids mensuel du régime, puis
- (iv) d'estimer, en fonction de la part pondérale (définie au chapitre 2-, § 2.7-), de chaque compartiment différencié (bourre, coque, coprah et eau de coco) leur poids et leur prise de poids mensuels. Des réallocations de matière s'observent entre les compartiments bourre et coque et entre l'eau de coco et le coprah. Ces réallocations qui se traduisent par une prise de poids d'un compartiment au détriment de l'autre (de la coque au détriment de la bourre ou du coprah au détriment de l'eau de coco), ne donnent pas lieu à des coûts respiratoires.

Au cours de cette deuxième phase de développement, la croissance des organes de soutien, à savoir, le pédoncule, les épillets et la spathe est nulle.

Étape 2- Estimation des coûts respiratoires de croissance

Des analyses biochimiques spécifiques, réalisées sur chaque organe végétatif (feuille, stipe et racine), et sur les différents compartiments qui composent un régime à savoir les organes de soutien (pédoncule et épillets), les jeunes noix pour lesquelles certains compartiments ne sont pas encore différenciés (entre 1 et 7 mois après la nouaison) et enfin les quatre compartiments différenciés à savoir la bourre, la coque, le coprah et l'eau de noix à différents stades de maturité, ont permis de doser le carbone total, l'azote total (ensuite converti en protéines), les lipides totaux (dans le cas spécifique du coprah), les principaux minéraux (à savoir P, K, Ca et Mg), la lignine.

Connaissant par ailleurs, le facteur de conversion de chaque composé, les coûts énergétiques (en terme de glucides) nécessaires à la biosynthèse d'un gramme de matière sèche végétative et reproductive à différents stade de maturité sont estimés pour chaque organe.

Annexe 5.1-. Coûts énergétiques (en terme de glucides) nécessaires à la biosynthèse des principaux composés biochimiques de la matière selon Penning de Vries *et al.* (1989).

	Carbohydrates	Lipides	Lignine	Protéines **	Minéraux	A. organique
Biosynthèse	1,21	3,03	2,11	1,79	0,00	0,90
Transport	0,06	0,15	0,11	0,09	0,12	0,04
Réduction	-	-	-	0,85	-	-
Total	1,27 *	3,18	2,23	2,73	0,12	0,95
F. de conversion	0,78	0,31	0,44	0,36	8,33	1,05

* Pour fabriquer 1g de carbohydrate, 1,275 g de glucose sont nécessaire soit un facteur de conversion de 0,784.

** 1g de protéines contient 0,151 g d'azote.

Étape 3- Bilan des demandes en terme de croissance (glucides sur matière sèche + respiration de croissance) à l'échelle de la plante entière et du peuplement

De manière générale, à un instant t (pour chaque mois) pour tout organe en croissance la demande en terme de croissance est égale :

$$Demande_{croissance(mois)} = coefficient\ croissance\ (*) \times production\ de\ mat.\ sèche_{(mois)}$$

(*) cf. annexes 5-1 et 5-2

Cette demande se décompose en deux termes : la quantité de glucides investie sur matière sèche et la perte respiratoire liée à la croissance.

Sur le compartiment foliaire, toutes les feuilles à partir du rang 9 sont des feuilles qui ont terminé leur croissance : elles n'ont plus de demande de croissance.

Sur le compartiment fructifère, rappelons que dans un premier temps seulement un régime sur trois est suivi. Une demande partielle de ce compartiment est donc estimée. Afin d'évaluer la demande mensuelle totale, à l'échelle de l'arbre, le nombre total d'inflorescence et de régimes en cours de développement est évalué : Quinze inflorescences non visibles en cours de différenciation et jusqu'à 15 régimes (entre les rangs 9 et 24) sont pris en compte. Par approximation, la demande évaluée sur les quelques régimes suivis est supposée représenter un pourcentage donné (nb régimes suivis/nb total régimes) de la demande totale. Il devient donc possible d'approcher la demande mensuelle totale en inversant cette relation.

Estimation des demandes mensuelles liées à l'ENTRETIEN des structures (respiration d'entretien)

Étape 1- Estimation de la biomasse sèche structurale sur pied des compartiments végétatifs et reproducteurs

Les coûts d'entretien s'appliquent à la biomasse sèche structurale (biomasse sèche totale sur pied - quantités de réserves stockées). La biomasse sèche sur pied des compartiments végétatifs et reproducteurs peut être tous les mois estimée. La quantité de réserves glucidiques sur chacun de ces compartiments a été estimée dans les chapitres 3- et 4- pour les compartiments végétatifs ; elle l'est également sur le compartiment reproducteur à partir de résultats non présentés ici (pour les pédoncules et l'eau de coco) et tirés des travaux de Dupuis (2004) sur notre matériel végétal et dans nos conditions d'étude, pour le coprah.

Le stipe

Tous les mois, la hauteur totale du stipe est connue. Les circonférences à la base du stipe et à mi hauteur ont été mesurées en début d'expérience ; en l'absence de croissance cambiale, celles ci n'évoluent pas au cours du temps. Le stipe est sub-divisé en billons de 1 mètre de haut. Deux préalables sont ensuite nécessaires (i) estimer le volume de chaque billon (volume d'un cylindre droit) (ii) estimer la masse spécifique (poids sec volume⁻¹) de chaque billon. La masse spécifique de chaque

billon est déduite de l'expérience 1- : à chaque niveau, l'importance de chaque zone radiale est connue, leur masses spécifique estimée puis pondérée afin d'estimer une masse spécifique « moyenne ». La biomasse de chaque billon est par la suite sommée afin d'estimer la biomasse totale du stipe. La part moyenne de réserves glucidiques sur la biomasse totale du stipe s'élève à 13%.

La couronne foliaire

Le cœur qui se compose de feuilles en cours de différenciation a un poids sec moyen de 1104 g ; sur ce compartiment, la part de réserves glucidiques est égale à 36,5% (résultats tirés de l'expérience 1-). Le poids des feuilles entre les rangs 1 et 8 est connu (cf. figure 5-1). Les feuilles de rang supérieur à 8 ont un poids jugé constant de 3027 g. L'expérience 1- montre que la part sur MS que représente les réserves glucidiques varie linéairement en fonction des rangs de feuilles (entre les rangs 1 et 8 et entre les rangs 9 et plus) et l'expérience 2- que leur part évolue en fonction des traitements appliqués (annexe 6-). Pour chaque rang de feuille, la masse sèche structurale des trois compartiments qui la constitue (à savoir le pétiole, le rachis et les folioles) et enfin celle de la feuille entière est déduite de ces observations. Connaissant le nombre de feuilles présentes dans la couronne, il est possible d'estimer la masse sèche structurale totale de la couronne feuillée et de calculer les coûts d'entretien sur celle-ci.

Le système racinaire

Ne disposant pas d'information sur le système racinaire des cocotiers que nous suivions, nous prendrons comme référence concernant la biomasse sèche totale celle estimée sur les 16 cocotiers témoins de l'expérience 1- qui s'élève à 83445 g de MS. La biomasse totale de la 'zone 1' représente approximativement 10% de la biomasse totale, la part de réserves quelle que soit la zone, 7% de la MS. Les masses sèches structurales des deux zones 1 et 2 sont estimées.

Le compartiment fructifère (spathe+ pédoncule + épillets + noix)

La croissance de chaque régime suivi a débuté 15 mois avant la nouaison (moment à la quel on commence à suivre sa croissance); dès lors des coûts d'entretien peuvent être calculés. Pendant cette première phase de croissance, la part de réserves sur MS de la jeune inflorescence est alors estimée à 7% ; ces réserves sont alors principalement localisées dans le pédoncule et les épillets qui se différencient alors.

Durant la deuxième phase de croissance du régime, phase qui suit la nouaison, le pédoncule et les épillets ont un poids supposé constant qui, d'après l'expérience 1-, est égal à 541 g, les réserves sur ce compartiment représentent 7% de la MS. Durant les 5 premiers mois, les coûts d'entretien des jeunes noix (dont les compartiments bourre, coque et albumen sont encore non différenciés) sont calculés sur leur biomasse sèche totale ; en première approche, la part de réserves sur MS est supposée négligeable. Le compartiment eau de coco se différencie 1 mois après la nouaison, pendant 6 mois. Elle contient alors entre 0% (à 1 mois) et 40% (à 6 mois) de lipides sur MS. Le coprah se différencie dès le 6^{ème} mois ; le processus de lipogénèse se produit pendant deux mois, la part de lipides sur MS passant alors de 40% à 60% puis se stabilise jusqu'à la maturité du fruit. La bourre et la coque se différencient dès le 6^{ème} mois et, par souci de simplification, sont supposés ne pas contenir de réserves glucidiques.

Étape 2- Estimation des coûts respiratoires d'entretien

Les coûts énergétiques (coefficient d'entretien en terme de glucides) nécessaires à l'entretien d'un gramme de matière sèche végétative et reproductive à différents stades de maturité sont estimés pour chaque organe à l'aide de la relation ci-dessous développée par Penning de Vries *et al.* (1989). A l'aide d'analyses minérales réalisées sur tous les compartiments à l'exception du stipe, ils ont été ré estimés (annexe 4.3). Ils s'appliquent à une température de 25°C (Dufrêne *et al.*, 1990).

$$\text{Coefficient}_{\text{entretien}} = (6,25 * \text{TURN} * [\text{N}]) + (\text{GI} * 2 * [\text{Mx}])$$

Coefficient_{entretien} représente la quantité de CH₂O nécessaire pour entretenir 1 g de MS ;

6,25 est le coefficient de transformation de l'azote en protéines ;

TURN est le coefficient qui prend en compte le renouvellement des protéines libres et celles des membranes. Il est égal à 0,036;

[N] représente la teneur totale en azote de chacun des organes ;

GI est le coefficient qui prend en compte le coût des gradients ioniques. Il est égal à 0,07;

2 représente le facteur multiplicateur restituant de façon plus réaliste la teneur totale en minéraux pour chacun des organes;

[Mx] représente la teneur totale en minéraux de chacun des organes.

Étape 3- Bilan à l'échelle de la plante entière et du peuplement

De manière générale, à un instant t (pour chaque mois) pour tout organe selon Penning de Vries *et al.* (1989), la demande en terme d'entretien est égale à:

$$\text{Demande}_{\text{entretien(mois)}} = \text{coefficient entretien} \times \text{nombre}_{\text{jours(mois)}} \times \text{matière sèche structurale}_{\text{(mois)}} \times \text{effet}_{\text{température}(*)}$$

(*) La respiration de maintenance est sensible à un effet de la température selon une loi en Q10 de 2. du type $\text{effet}_{\text{température}} = 2^{((T_{\text{moy(mois)}} - 25)/10)}$.

Sur le compartiment fructifère, comme précédemment, la demande de ce compartiment en terme d'entretien est tout d'abord estimée partiellement puis estimée totalement en utilisant la démarche développée au § 5.2.3-.

Annexe 5-1. Coefficient de croissance pour la biosynthèse d'un gramme de matière sèche des organes végétatifs

	Carbohydrates	Lipides	Lignine	Protéines **	Minéraux	A. organique	Total
FOLIOLE	0,62	0,00	0,27	0,08	0,02	0,00	
F. de conversion	0,78	0,31	0,44	0,36	8,33	1,05	
Coeff. croissance	0,80	0,00	0,62	0,23	$2 \cdot 10^{-3}$	0,00	1,66*
RACHIS	0,88	0,00	0,09	0,01	0,02	0,00	
	1,13	0,00	0,20	0,03	0,00	0,00	1,36
PETIOLE	0,88	0,00	0,09	0,01	0,02	0,00	
	1,13	0,00	0,20	0,03	$2 \cdot 10^{-3}$	0,00	1,36
FEUILLE							
							1,49**
STIPE	0,93	0,00	0,01	0,03	0,02	0,00	
	1,19	0,00	0,02	0,10	$2 \cdot 10^{-3}$	0,00	1,32
RACINE	0,63	0,00	0,26	0,03	0,03	0,02	
	0,82	0,00	0,61	0,07	$4 \cdot 10^{-3}$	0,02	1,52

* 1,66 g de glucides sont nécessaires à la construction de 1 g de matière sèche de folioles.

** obtenu à partir d'une pondération des coûts pour les folioles, le rachis et les pétioles en fonction de leur importance pour une feuille.

Annexe 5-2. Coefficient de croissance pour la biosynthèse d'un gramme de matière sèche des compartiments des régimes et des noix à différents stades de maturité.

	âge (mois)	Carbohydrates	Lipides	Lignine	Protéines **	Minéraux	A. organique	Total
PEDONCULE		0,78	0,00	0,15	0,04	0,03	0,00	
<i>Coeff. croissance</i>		1,00	0,00	0,33	0,11	4.10 ⁻³	0,00	<u>1,45</u>
JEUNES NOIX		0,63	0,00	0,30	0,05	0,02	0,00	
		0,81	0,00	0,69	0,13	2.10 ⁻³	0,00	<u>1,63</u>
BOURRE	7	0,79	0,00	0,16	0,03	0,02	0,00	
		1,01	0,00	0,37	0,08	4.10 ⁻³	0,00	<u>1,46</u>
	8	0,77	0,00	0,19	0,02	0,02	0,00	
		0,99	0,00	0,42	0,07	2.10 ⁻³	0,00	<u>1,48</u>
	9	0,75	0,00	0,21	0,02	0,02	0,00	
		0,96	0,00	0,47	0,06	2.10 ⁻³	0,00	<u>1,49</u>
	10	0,73	0,00	0,23	0,02	0,02	0,00	
		0,93	0,00	0,53	0,05	2.10 ⁻³	0,00	<u>1,51</u>
	mature	0,71	0,00	0,25	0,02	0,03	0,00	
		0,90	0,00	0,58	0,04	2.10 ⁻³	0,00	<u>1,53</u>
COQUE	7	0,77	0,00	0,20	0,02	0,01	0,00	
		0,99	0,00	0,46	0,04	10 ⁻³	0,00	<u>1,49</u>
	8	0,75	0,00	0,22	0,02	0,01	0,00	
		0,96	0,00	0,50	0,04	10 ⁻³	0,00	<u>1,51</u>
	9	0,73	0,00	0,24	0,02	0,01	0,00	
		0,94	0,00	0,55	0,04	10 ⁻³	0,00	<u>1,53</u>
	10	0,72	0,00	0,26	0,02	0,01	0,00	
		0,92	0,00	0,59	0,04	10 ⁻³	0,00	<u>1,55</u>
	mature	0,70	0,00	0,28	0,02	0,01	0,00	
		0,90	0,00	0,64	0,04	10 ⁻³	0,00	<u>1,58</u>
COPRAH	5	0,49	0,30	0,03	0,13	0,04	0,00	
		0,63	0,97	0,08	0,36	5. 10 ⁻³	0,00	<u>2,04</u>
	6	0,43	0,37	0,04	0,13	0,03	0,00	
		0,56	1,18	0,09	0,36	2.10 ⁻³	0,00	<u>2,20</u>
	7	0,37	0,43	0,05	0,12	0,03	0,00	
		0,48	1,40	0,12	0,32	2.10 ⁻³	0,00	<u>2,32</u>
	8	0,32	0,50	0,05	0,11	0,02	0,00	
		0,40	1,61	0,12	0,30	2.10 ⁻³	0,00	<u>2,44</u>
	9	0,26	0,57	0,06	0,10	0,02	0,00	
		0,33	1,83	0,13	0,28	2.10 ⁻³	0,00	<u>2,58</u>
	mature	0,20	0,63	0,06	0,09	0,01	0,00	
		0,25	2,04	0,13	0,25	10 ⁻³	0,00	<u>2,69</u>
EAU de COCO	2	0,83	0,02	0,00	0,03	0,12	0,00	
		1,06	0,06	0,00	0,08	0,01	0,00	<u>1,21</u>
	3	0,75	0,10	0,00	0,03	0,12	0,00	
		0,96	0,32	0,00	0,08	0,01	0,00	<u>1,38</u>
	4	0,65	0,20	0,00	0,03	0,12	0,00	
		0,83	0,65	0,00	0,08	0,01	0,00	<u>1,57</u>
	5	0,55	0,30	0,00	0,03	0,12	0,00	
		0,70	0,97	0,00	0,08	0,01	0,00	<u>1,76</u>
	6	0,45	0,40	0,00	0,03	0,12	0,00	
		0,57	1,29	0,00	0,08	0,01	0,00	<u>1,96</u>

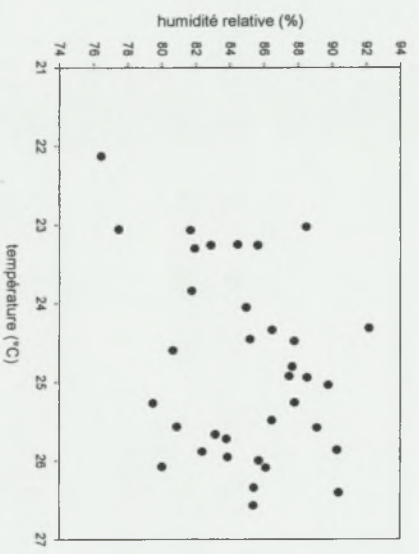
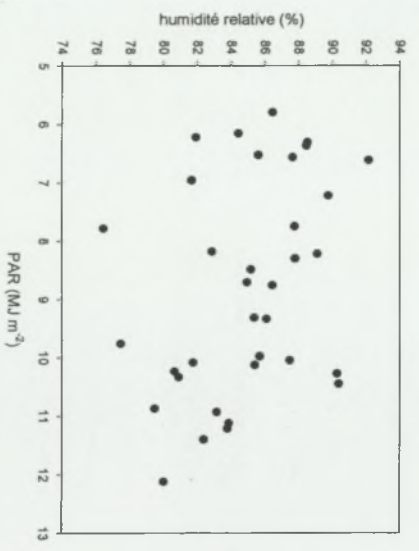
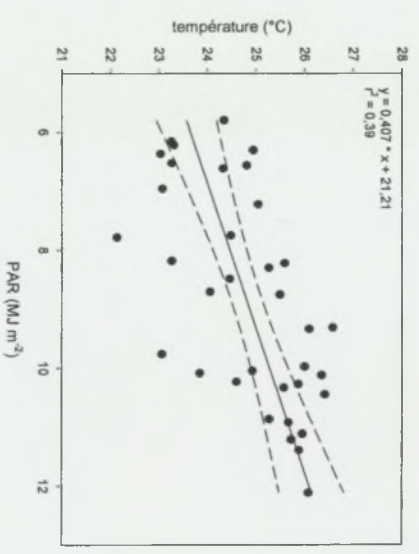
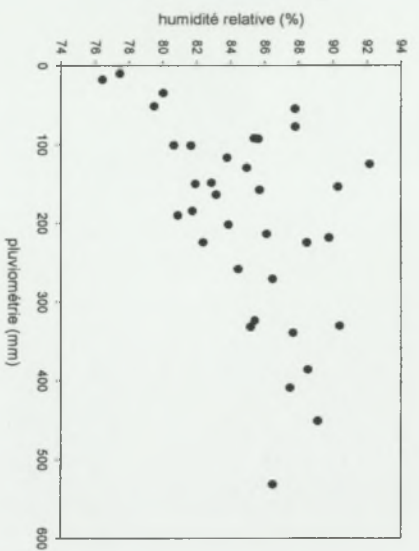
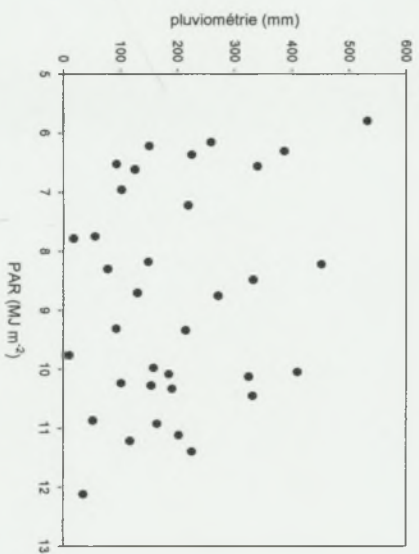
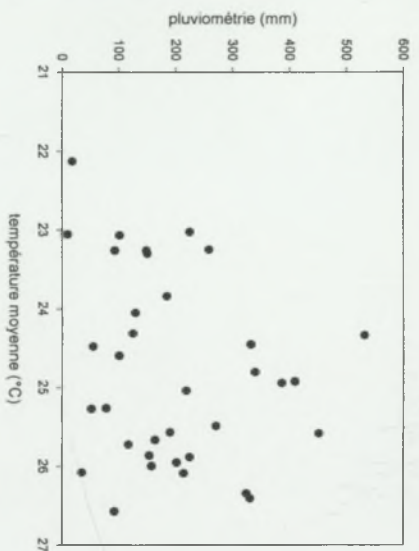
Annexe 5-3. Coefficients journaliers d'entretien par g. de MS végétative et reproductive.

	âge (mois)	[N]	[Mx]	coefficient
<i>Foliole</i>	-	0,0843	0,0193	0,0057
<i>Rachis</i>	-	0,0111	0,0190	0,0031
<i>Pétiole</i>	-	0,0095	0,0195	0,0031
<i>Feuille</i>	-	0,0432	0,0193	0,0043
<i>Coeur</i>	-	0,0351	0,0253	0,0048
<i>Stipe (*)</i>	-	-	-	0,0005
<i>Racines</i>				
<i>Zone 1</i>	-	0,0267	0,0306	0,0052
<i>Zone 2</i>	-	0,0184	0,0052	0,0014
<i>Péduncule</i>	-	0,0275	0,0247	0,0044
<i>Jeunes noix</i>	0 à 5	0,0484	0,0161	0,0040
<i>Bourre</i>	6	0,0278	0,0181	0,0035
	7	0,0246	0,0199	0,0037
	8	0,0214	0,0216	0,0038
	9	0,0183	0,0234	0,0039
<i>Coque</i>	<i>mature</i>	0,0151	0,0252	0,0041
	6	0,0249	0,0048	0,0016
	7	0,225	0,0051	0,0015
	8	0,0202	0,0053	0,0015
	9	0,0178	0,0056	0,0014
<i>Coprah</i>	<i>mature</i>	0,0155	0,0058	0,0014
	6	0,1337	0,0387	0,0102
	7	0,1205	0,0314	0,0087
	8	0,1072	0,0240	0,0072
	9	0,0940	0,0167	0,0057
<i>Eau de coco</i>	<i>mature</i>	0,0808	0,0093	0,0042
		0,0331	0,0121	0,0029

(*) D'après Dufrêne *et al.* (1990).

- ANNEXE 6 -

RELATIONS ENTRE FACTEURS CLIMATIQUES



Rôle et gestion des réserves carbonées face à la variabilité du climat chez une monocotylédone arborescente, le cocotier (*Cocos nucifera* L.) : analyse et bilan.

Bien que le stockage de réserves carbonées représente une fonction majeure, peu de travaux existent sur ce sujet sur plantes pérennes tropicales, et en particulier sur cocotier. Cette étude a pour objectifs principaux de (i) décrire la nature, la localisation des glucides de réserves et leur importance quantitative, (ii) suivre leur évolution saisonnière en relation avec les croissances végétatives et fructifères afin de (iii) définir leur rôle dans le fonctionnement du cocotier.

Dans un premier temps, n'ayant pas d'hypothèse pour présumer de zones d'accumulation chez cette plante, un échantillonnage large et systématique fût réalisé sur des cocotiers adultes pendant deux années consécutives. Par ailleurs, parallèlement au suivi de la croissance des compartiments végétatifs et fructifères, des prélèvements sur pied, limités aux deux principaux compartiments de stockage, le stipe et les pétioles des feuilles, furent réalisés à des intervalles de temps courts. Représentant 8% de la biomasse sèche totale, les glucides non structuraux sont en quantité non négligeable. Le saccharose est la principale forme d'accumulation. Il est présent notamment dans le stipe. L'amidon apparaît comme un glucide mineur. Il est principalement localisé dans la zone sous apicale au sommet du stipe, formant une poche dont le volume peut être très variable d'un arbre à un autre. La stabilité du pool de réserves dans le stipe, en particulier, est notable quel que soit le traitement appliqué. Même dans des conditions de faibles variations, le rôle tampon de ce pool paraît établi. Son rôle, dans nos conditions d'étude reste, cependant, secondaire, dans le sens où les réserves carbonées ne supportent jamais à elles seules la croissance de la plante. Les glucides accumulés ne semblent pas jouer un rôle dans la régulation de la production des noix. Afin d'équilibrer son bilan carboné au quotidien, la plante mettrait en jeu trois mécanismes (i) l'ajustement de la demande reproductive en ajustant le nombre de fleurs femelles et en réduisant le nombre de noix immatures par élagage, (ii) l'ajustement du taux photosynthétique dans des limites physiologiques à préciser, (iii) la constitution et la mobilisation de réserves temporaires.

Role and management of carbon reserves in an arborescent monocot, the coconut palm (*Cocos nucifera* L.), in the face of climate variability: analysis and balance.

Although storage of carbon reserves is a major function, little work exists on this subject for tropical tree crops, especially the coconut palm. The main purpose of this study was (i) to describe the nature and distribution of carbohydrate reserves, and their quantity, (ii) monitor seasonal changes in those reserves in relation with vegetative growth and fruit production, in order to (iii) define their role in coconut palm functioning

Initially, as we did not have any hypotheses regarding the accumulation zones in this plant, wide and systematic sampling was carried out on mature coconut palms for two years running. In addition, as the growth of the vegetative and fruiting compartments was being monitored, samples were taken at close intervals on standing palms from the main two storage compartments, the stem and the frond petioles. Non-structural carbohydrates were found in not insubstantial quantities, amounting to 8% of total dry biomass. Sucrose was the main type of accumulation, and was mainly located in the stem. Starch appeared to be a minor carbohydrate and was mostly located in the sub-apical zone at the top of the stem, forming a pocket that could vary considerably in volume from one palm to another. The stability of the pool of reserves, particularly in the stem, was considerable, irrespective of the treatment applied. Even when there were slight variations, the buffer role of the pool appeared to be established. However, under our study conditions, its role remained secondary, in that the carbon reserves never ensured plant growth on their own. Accumulated carbohydrates did not seem to play a role in regulating nut production. In order to regulate its carbon balance on a daily basis, the plant would seem to bring into play three mechanisms (i) an adjustment of reproductive demand by adjusting the number of female flowers and reducing the number of immature nuts, by pruning, (ii) an adjustment of the photosynthesis rate within physiological limits yet to be determined, (iii) a build-up and use of temporary reserves.

DISCIPLINE : Ecophysiologie

MOTS CLES : glucides non structuraux - cocotier - productivité - variabilité saisonnière - croissance - bilan carboné.

INTITULE et ADRESSE du LABORATOIRE : UPR « plasticité phénotypique et performances des cultures », CIRAD - Département AMIS, TA 40/01, Avenue Agropolis, 34 398 Montpellier, cedex 5.